

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

BORSTENFELDER AN DEN GELENKEN ALS SCHWERESINNESORGANE BEI AMEISEN UND ANDEREN HYMENOPTEREN *

Von

HUBERT MARKL

Mit 53 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. März 1962)

Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung	476
A. Morphologie der Borstenfelder	477
I. Begriffsbestimmung	477
II. Vorkommen und Anlage der Borstenfelder bei verschiedenen Hymenopteren	479
III. Lage und Bau der einzelnen Borstenfelder	485
1. Die Borstenfelder des Fühlers: BfF	485
2. Die Borstenfelder am Halsgelenk: BfH	487
3. Die Borstenfelder am Petiolusgelenk: BfP	490
4. Die Borstenfelder am Gastergelenk: BfG	492
5. Das Postpetiolus-Gastergelenk der Myrmeciden	492
6. Die Borstenfelder an den Coxalgelenken: BfC	493
7. Die Borstenfelder an den Trochanteren: BfT	494
B. Die Innervierung der Borstenfelder	497
I. Die Innervierung der Borstenfelder von <i>Apis mellifica</i>	497
II. Die Innervierung der Borstenfelder von <i>Formica polyctena</i>	498
III. Die Innervierung der Borstenfelder von <i>Vespa saxonica</i>	498
C. Die Funktion der Borstenfelder	500
I. Versuchstiere und Methodik	500
II. Qualitative Ergebnisse der Ausschaltung von Borstenfeldern	503
III. Sind Spannungsrezeptoren der an den Gelenken angreifenden Muskulatur die Schwererezeptoren?	508
IV. Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der einzelnen Gelenke für die Schwerorientierung	510
1. Die Bestimmung des Grenzwinkels der Orientierungsfähigkeit auf der schiefen Ebene	511
2. Spurenvermessung von Tieren verschiedenen Ausschaltungsgrades, die auf der vertikalen Lauffläche laufen	512
3. Ergebnisse	514
4. Diskussion der Ergebnisse	518
5. Die Genauigkeit der Orientierung nach der Schwerkraft	530
V. Kompensation von Ausschaltungsschäden und die Ergebnisse von Schiefverklebungen	531

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

	Seite
1. Versuche an geradeverklebten Tieren	531
2. (FHPG)C	533
3. Versuche an Tieren mit schief verklebten Gelenken	533
4. Diskussion: Die teilweise Kompensation nach der Ausschaltung von Gelenken.	534
VI. Gesamtergebnis über die Funktion der Borstenfelder als Schweresinnesorgane von <i>Formica polyctena</i>	536
VII. Luftströmungsrezeptoren an den Fühlern von Ameisen; Diskussion der Ergebnisse von BARNES und VOWLES über die Schwererezeptoren der Ameisen	537
VIII. Quantitative Untersuchungen über die Verlagerung der Körperteile im Schwerfeld und die Kontrolle ihrer Stellung	540
1. Hypothese	540
2. Die Bestimmung der Gasterabweichung β an toten Arbeiterinnen von <i>Formica polyctena</i>	543
3. Die Bestimmung der Gasterabweichung γ am lebenden Normaltier	545
4. Vergleich der Gasterabweichung an der lebenden Ameise bei intaktem BfG, bei abgesengtem BfG und am toten Tier	549
5. Die Bestimmung der Gasterabweichung γ an Ameisen mit belastetem Gaster.	550
6. Diskussion der Ergebnisse über die Gasterverlagerung im Schwerfeld	553
7. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Verlagerung des Gasters im Schwerfeld	557
IX. Vergleichende Untersuchungen zur Schwererezeption anderer Hymenopteren	557
1. <i>Formicoidea</i>	557
2. <i>Apidae</i> : Honigbiene	559
3. <i>Vespidae</i> : <i>Vespa vulgaris</i>	660
D. Die Bedeutung der mehrfachen Ausbildung von Schweresinnesorganen bei Hymenopteren	561
E. Schlußbemerkung	563
Zusammenfassung	564
Literatur	566

Einleitung

Schweresinnesorgane waren bei Insekten lange Zeit nur von wasserbewohnenden Arten sicher bekannt, z. B. *Nepiden* (BAUNACKE 1912), *Limnobiiden* (STUDNITZ 1932), *Notonectiden*, *Naucoriden* und *Corixiden* (RABE 1953). Von vielen Landinsekten war zwar erwiesen, daß sie einen hochentwickelten Schweresinn besitzen: z. B. *Forficula* (WEYRAUCH 1929, JÄGER 1932), *Ips* (HIERHOLZER 1950), *Apis* (GONTARSKI 1949, v. FRISCH 1953), *Geotrupes* (BIRUKOW 1953), *Calliphora* (G. SCHNEIDER 1953), *Bledius* (BÜCKMANN 1953), *Formica* (JANDER 1957), *Velia* (BIRUKOW u. OBERDÖRFER 1959), *Tenebrio*, *Coccinella*, *Carabus* u. a. Coleopteren, *Graphosoma* (TENCKHOFF-EIKMANN 1959), *Bombus* (JACOBSEN 1959); die die Schwerkraft rezipierenden Organe waren jedoch nicht aufzufinden.

Die Ergebnisse von STAUFFACHER (1905) und MARCUS (1949, 1956), die bei *Phylloxera* bzw. *Anoplotermes* und *Dorymyrmex* Strukturen beschrieben, auf deren statorezeptorische Funktion sie aus ihrem Bau schlossen, ohne sie jedoch experimentell nachzuweisen, bedürfen einer genauen Nachprüfung und können nicht als Nachweis von Schweresinnesorganen bei Landinsekten gelten.

1958 fand BÄSSLER, daß das Johnstonsche Organ den Stechmücken als Schweresinnesorgan dient. Eine Mitwirkung der Johnstonschen Organe an der Schwererezeption nimmt RICHARD (1956) auch für *Calotermes* an. LINDAUER u. NEDEL gelang es 1959 die Schweresinnesorgane der Honigbiene aufzufinden. Borstenfelder an Hals- und Petiolusgelenk dienen zur Wahrnehmung der Schwerkraft. Daraufhin ergänzte BÄSSLER (1961) seine Feststellungen an *Aedes*, indem er auch Propriozeptoren an den Beinen eine Funktion bei der Schwereorientierung zuschrieb, ohne jedoch zu klären, welche Rezeptoren dafür in Frage kommen. Bei *Tenebrio* schloß er auf — ebenfalls nicht näher bestimmte — Rezeptoren an den Gelenken zwischen Pro- und Mesothorax und an den Antennen als Schweresinnesorgane.

BARNES u. Mitarb. (1929, 1930) behaupteten auf Grund ihrer Versuche, Ameisen nähmen mit Hilfe eines Muskelspannungssinnes die Richtung der Schwerkraft wahr; eine positiv geotaktische Orientierung sei dadurch möglich, daß die Tiere einen gewissen Grad der Asymmetrie der Muskelbeanspruchung nicht überschreiten. Es entging ihnen, daß Ameisen auch in jedem beliebigen Winkel zur Schwerkraft menotaktisch orientiert laufen können. Dies nahm VOWLES, der sich 1954 mit dem Schweresinn von *Myrmica* beschäftigte, zum Anlaß, die Theorien BARNES als erledigt zu betrachten. Er selber kam zu dem Ergebnis, das Johnstonsche Organ der Fühler sei das Schweresinnesorgan der Ameisen.

Nach der Entdeckung der Schweresinnesorgane der Honigbiene durch LINDAUER u. NEDEL lag es nahe, nach ähnlichen Borstenfeldern auch bei Ameisen und anderen Hymenopteren zu suchen und deren Funktion zu prüfen.

Herrn Prof. Dr. M. LINDAUER danke ich für die Problemstellung und die Aufmerksamkeit, mit der er die Arbeiten verfolgte.

Die Untersuchungen wurden mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Herrn Prof. K. v. FRISCH sei für Überlassung von Mitteln der Rockefeller Foundation gedankt. Ebenso danke ich Herrn Prof. H. AUTRUM für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut.

A. Morphologie der Borstenfelder

I. Begriffsbestimmung

PRINGLE (1938) fand bei elektrophysiologischen Untersuchungen an *Periplaneta*, daß einzeln stehende Tasthaare sehr rasch und vollständig adaptieren — also fast rein phasische Rezeptoren sind —, während die Borsten von Borstenfeldern (hair-plates) an Coxen und Trochanteren

deutlich phasisch-tonische Eigenschaften besitzen: Sie ergeben während des Abbiegens eine hohe Anfangsimpulsfrequenz (bis 800 Imp./sec); die Frequenz sinkt dann langsam bis auf ein konstantes Niveau, das bei gleicher Abbiegung längere Zeit erhalten bleibt (mindestens 50 Imp./sec). Die Borsten der Borstenfelder erweisen sich somit zur Wahrnehmung der Stellung der Körperteile zueinander geeignet. Diese propriorezeptorische Funktion war auch aus ihrer Lage an den Gelenken zu schließen.

Damit war erstmalig eine Unterscheidung zwischen den an den Gelenken und auch an der übrigen Körperoberfläche verstreut stehenden Tasthaaren und den in deutlich erkennbaren Gruppen, den Borstenfeldern, beisammen stehenden Haarsensillen der Insekten begründet.

Eine eingehende morphologische und elektrophysiologische Untersuchung der Borsten eines Borstenfeldes am Halsgelenk der Biene unternahm THURM (in Vorbereitung). Die Borsten, die eine durch die Gelenkstruktur vorgegebene Vorzugsrichtung der Abbiegung besitzen, zeigen nach einer Abbiegung bestenfalls schon nach 1 msec Latenzzeit eine Impulsfrequenzspitze, die nach 300 msec von einem ersten, vorübergehenden, konstanten Niveau der Impulsfrequenz abgelöst wird. Impulsfrequenzspitze und erstes konstantes Niveau liegen je nach Abbiegungsgrad und Bereich der Abbiegung verschieden hoch. Die Höhe der Frequenzspitze ist außerdem stark von der Anstiegsgeschwindigkeit des Reizes abhängig. Erst nach etwa 1 min stellt sich ein zweites konstantes Niveau der Impulsfrequenz ein, das niedriger liegt als das erste, auf Grund seines späten Auftretens aber kaum für die Wahrnehmung der Kopfstellung in Frage kommt. THURM betrachtet die Erregungsspitze zu Beginn der der Abbiegung folgenden Impulsreihe als wichtigen Träger der Information. Die außerordentlich kurze Latenzzeit und die Abhängigkeit der Impulsfrequenzspitze von der Abbiegung der Borste macht dieses Borstenfeld zur raschen und genauen Wahrnehmung jeder Veränderung der Kopf Lage geeignet.

Es ist zu erwarten, daß die Eigenschaften der übrigen Borstenfelder, die sich z. B. bei der Biene, aber auch bei anderen Insekten finden, in wesentlichen Punkten mit denen übereinstimmen, die THURM für das Borstenfeld am Hals der Biene fand.

MITTELSTAEDT (1947, 1950) wies bei *Anax* nach, daß für die Gleichgewichtseinstellung im Flug Borstenfelder in der Halsregion Kontrollorgane darstellen, die als dynamische Organe wirken. Sie nehmen die bei Änderung der Flugrichtung auftretenden Änderungen der Kopf Lage in bezug auf den Thorax wahr; bei aktiven Kopfbewegungen, die etwa eine optische Einstellreaktion zur Ursache haben, wird ebenfalls durch die Borstenfelder die Kopf-Thoraxverdrehung wahrgenommen und dadurch beseitigt, daß der Körper dem Kopfe so lange folgt, bis wieder Reizungssymmetrie der Borstenfelder herrscht. FULDNER (1954/55) fand bei allen von ihm daraufhin untersuchten Odonaten ähnliche Borstenfelder am Halsgelenk, wie sie MITTELSTAEDT bei *Anax* beschrieben hatte.

GOODMAN u. HASKELL (1959) stellten bei Vertretern aller Haupttypen der *Saltatoria* fest, daß für die Kontrolle der Kopfstellung Borstenfelder am Pronotum und an den Cervikalkleriten dienen. Die elektrophysiologischen Eigenschaften der Rezeptoren entsprechen denen, die PRINGLE bei *Periplaneta* fand. Auch bei *Carausius* dienen nach WENDLER (1961) Borstenfelder an Coxen und Trochanteren zur Kontrolle der Körperstellung.

Nach LINDAUER u. NEDEL (1959) dienen bei der Honigbiene ein Borstenfeld am Halsgelenk, das später THURM elektrophysiologisch untersuchte, und zwei weitere Borstenfelder am Petiolusgelenk zur Schwererezeption.

Für die Suche nach ähnlichen Borstenfeldern an den Gelenken anderer Hymenopteren war der Begriff „Borstenfeld“ so zu definieren, daß ich damit die Sinneshaarkomplexe erfaßte, die PRINGLE und THURM elektrophysiologisch untersuchten und sie von den einzeln stehenden, phasischen Sensillen unterscheiden konnte. PRINGLE gab an, daß die Haarbasen der Borstenfeldsensillen als runde, helle Kreise in der Cuticula erscheinen, daß die Borsten dicht beisammen auf Skeletflächen stehen, die meist schwächer als die Umgebung sklerotisiert sind, und daß die Borsten in der Regel fast gleich lang sind. Dazu kommt nach meinen Beobachtungen noch, daß von dem Sinneszellpolster solcher Borstengruppen stets ein distinkter Nerv ableitet, der bis zu diesem Sinneszellpolster hin gut präparierbar ist. THURM stellte an den Borsten des „Nackensorganes“ (LINDAUER u. NEDEL) der Honigbiene fest, daß ihr Gelenk bilateralsymmetrisch gebaut ist: Die Borsten haben nach einer Seite einen weiten Abbiegungsspielraum; an der Abbiegung nach der entgegengesetzten Seite hindert sie ein Vorsprung der die Gelenkgrube umgebenden Cuticula. Die nach der einen Seite weit offene Gelenkgrube stellt den hellen Kreis dar, den man bei Aufsicht auf ein Borstenfeld an der Basis jeder Borste wahrnimmt.

Als *Borstenfeld* (abgekürzt Bf.) wird im folgenden eine Gruppe von *Sensilla trichodea* bzw. *Sensilla chaetica* (SCHNEIDER u. KAISLING 1957) bezeichnet, deren Borsten dicht beisammen auf einer meist weniger stark als die Umgebung sklerotisierten (zumindest aber heller pigmentierten) Fläche stehen und oft etwa gleich lang sind. Die Borsten artikulieren über einen weiten Basalring, der in der Aufsicht als heller Kreis erscheint. Ein gemeinsamer Nerv führt die Fasern sämtlicher Sinneszellen eines Bf. zum ZNS.

II. Vorkommen und Anlage der Borstenfelder bei verschiedenen Hymenopteren

Um zuverlässig alle Bf. erfassen zu können, wurde die gesamte Körperoberfläche der Tiere unter dem Zeiss-Stereomikroskop II bei 100—200facher Vergrößerung gründlich abgesucht. Die Bf. wurden gezeichnet, die Borstenlänge (zum Teil auch an Schnitten) mit einem Okularmikrometer gemessen. Es wurden folgende Hymenopteren untersucht:

Apidae: *Apis mellifica* L. (Arbeiterin, Königin, Drohne)

Bombus terrester L. (Arbeiterin)

Vespidae: *Vespa saxonica* FR. (Arbeiterin, Männchen)

Vespa vulgaris L. (Arbeiterin)

Formicoidea:

Formicidae: *Formica polyctena* FÖRSTER (Arbeiterin, Königin, Männchen)

Camponotus ligniperda LATR. (Arbeiterin, Königin)

Lasius niger L. (Arbeiterin)

Myrmecidae: *Myrmica rubida* LATR. (Arbeiterin)

Myrmica laevinodis NYL. (Arbeiterin)

Messor barbarus L. (Arbeiterin)

- Poneridae: Ectatomma tuberculatum* (Arbeiterin)
Pachycondyla crassinoda (LATR.) (Arbeiterin)
Neoponera apicalis (LATR.) (Arbeiterin)
Dolichoderidae: Hypoclinea abrupta (SM.) (Arbeiterin)
Dolichoderus decollatus SM. (Arbeiterin)
Dorylidae: Eciton hamatum (Arbeiterin)
Eciton burchelli (Arbeiterin)¹

Von den angeführten Arten ähneln sich die Vertreter einer Gattung und bei den *Formicoidea* auch die Vertreter einer Familie in Bau und Anlage der Bf. so sehr, daß im folgenden oft nur der Name der Gattung bzw. Familie angegeben wird.

Von den *Formicoidea* sind also Vertreter der wichtigsten fünf Familien untersucht worden. Exemplare der artenarmen Familien *Cerapachyidae*, *Leptanillidae* und *Promyrmicidae* standen mir nicht zur Verfügung.

Die Art der Anlage der Bf., sowie Zahl und Länge der Borsten der einzelnen Felder wurden am genauesten bei *Formica polyctena*, *Apis mellifica* und *Vespa saxonica* untersucht. In Tabelle 1 ist die Zahl der Bf. an den Gelenken der untersuchten Hymenopteren angegeben. Tabelle 2 faßt die wichtigsten morphologischen Ergebnisse über die Bf. bei *Apis*, *Formica* und *Vespa* zusammen.

Die angegebenen Zahlen für die Länge der Borsten gelten etwa $\pm 5\mu$; bei Bf., deren Borsten unterschiedlich lang sind, wurde die Länge der kürzesten und der längsten Borsten angegeben. Die aufgeführten Borstenzahlen gelten etwa ± 5 , bei Anzahlen von zehn und darunter ± 2 . Eine genauere Angabe ist nicht möglich, da die Zahl der Borsten pro Feld sowohl von Individuum zu Individuum, als auch bei dem gleichen Tier zwischen rechtem und linkem Feld beträchtlich schwanken kann. Als Beispiel dafür seien die Borstenzahlen des Gasterfeldes von *Formica* von 13 Tieren angegeben (Tabelle 3).

Zur Nomenklatur der Nerven s. S. 497 und Abb. 24–28. Die Innervierung der Bf. von *Vespa* wird auf S. 498 besprochen.

Insgesamt finden sich bei den untersuchten Arten 23–26 Bf., wobei die paarigen Bf. nicht doppelt gezählt sind. Um diese große Zahl von Bf. übersichtlich gruppieren und einfach bezeichnen zu können, verwende ich folgende Abkürzungen:

Borstenfelder am Fühler: BfF

am Pedicellus: BfF_P

am Scapus: BfF_S

Borstenfelder am Halsgelenk: BfH

am Kopf: BfH_K

am Proepisternum: BfH_E

Borstenfelder am Gelenk zwischen 1. und 2. Abdominalsegment: BfP.

Borstenfelder am Gelenk zwischen 2. und 3. Abdominalsegment: BfG.

¹ Herrn Prof. Dr. E. O. WILSON, Harvard Univ., und Herrn Dr. T. C. SCHNEIRLA, New York, Amer. Mus. Nat. Hist., danke ich für die Übersendung der Poneriden und Dolichoderiden bzw. der Doryliden.

Borstenfelder an den Gelenken zwischen Thoraxstamm und Coxen:
BfC

an der Procoxa: BfC_I

an der Mesocoxa: BfC_{II}

an der Metacoxa: BfC_{III}

Borstenfelder an den Gelenken zwischen Coxen und Trochanteren:
BfT.

Mehrere Bf. am gleichen Gelenk und am gleichen Skeletteil werden durch Zahlenindizes unterschieden.

Beispiel: BfH_{E1} = erstes, episternales Bf. am Halsgelenk.

Tabelle 1. Zahl der Borstenfelder an den Gelenken der untersuchten Hymenopterenfamilien

Gelenk	Apidae		Vespi- dae	Formi- cidae	Myrmecidae	Poneridae	Dolicho- deridae	Dorylidae	Bemer- kungen
	Apis	Bombus							
Fühler:									
Pedicellus	3	3	2	2	2	2	2	2	paarig
Scapus	1	1	1	1	2	1	1	1	paarig
Halsgelenk:									
Kopf	1	1	1	1	1	1	1	1	paarig (?)
Episternum	1—2	1	1—2	2	2	2	2	2	paarig
Episternum-									
Pronotum	1	1	1	0	0	0	0	0	paarig
1.—2. Abdominal- segment	2	2	2	2—3	2	3	2—3	3	1 unpaar, 2 paarig
2.—3. Abdominal- segment	/	/	/	1	1	2	1	2	paarig
3.—4. Abdominal- segment	/	/	/	/	0	/	/	/	
Episternum-									
Procoxa	1	1	0	0	0	0	0	0	paarig
Thorax-Procoxa . .	3	3	3	3	3	3	3	3	paarig
Thorax-Mesocoxa .	3	3	3	3	3	3	3	3	paarig
Thorax-Metacoxa .	3	3	3	3	3	3	3	3	paarig
Procoxa-Protro- chanter	2	2	2	2	2	2	2	2	paarig
Mesocoxa-									
Mesotrochanter . .	2	2	2	2	2	2	2	2	paarig
Metacoxa-									
Metatrochanter . .	2	2	2	2	2	2	2	2	paarig
Gesamtzahl	25—26	25	23—24	24—25	25	26	24—25	26	

/ = kein Gelenk vorhanden; 0 = kein Borstenfeld vorhanden; 1—2 bzw. 2—3: der Borstenfeldcharakter einer Haargruppe ist unsicher. Paarige Borstenfelder sind nicht doppelt gerechnet.

Tabelle 2. *Bezeichnung, Lage, Widerlager der Borstenfelder, Zahl der Borsten und Länge der Borsten bei Apis mellifica, Formica polytoma und Vespa saxonica; Innervierung nur bei Apis und Formica.*

Als Widerlager sind die Strukturen angegeben, die die Borsten abbiegen. Die Zahl der Borsten ist bei paarigen Borstenfeldern nur für eine Seite angegeben. Nomenklatur der Nerven s. S. 497.

Bezeichnung	Lage des Borstenfeldes	Widerlager	Zahl der Borsten			Länge der Borsten (μ)			Innerviert durch	
			Apis	Formica	Vespa	Apis	Formica	Vespa	Apis	Formica
B _F	am Fühler									
B _{F P}	am Pedicellus, proximal									
B _{F P 1}	Pedicellusaußenseite	Rand der Scapusöffnung bzw. Gelenkhaut	25—30	15—20	25—30	15—20	10	25		Ast des Antennennerven
B _{F P 2}	Pedicellusinnenseite (bei Apis: oben)	bei Strecken des Fühlers	15	15—20	20—35	15	10	25		
B _{F P 3}	Pedicellusinnenseite unten (nur bei Apis)	bei Beugen des Fühlers	25	—	—	15	—	—		Ast des Antennennerven
B _{F 8}	am Scapussockel	Rand der Fühlergrube	90—120	80—100	150	50—80	10	25—60		Ast des Antennennerven
B _{F H}	am Halsgelenk									
B _{F H K}	am Kopf, unter dem Hinterhauptloch	Episternumvorderrand und Kehlhaut (bei Apis und Vespa: + Cervicalia)	40—50	30—40	100	25—30	25—35	25—60	J ₂	N ₀
B _{F H 1}	am episternalen Gelenkzapfen (= Innenzapfen)	Apis, Vespa: Hinterhauptswand; Formica: Kragen um Hinterhauptloch	150	30—50	120	70—120	35—65	60—85	IN1a	IN1a
B _{F H 2}	Apis, Vespa: Episternumvorderrand; Formica: Episternumaußenzapfen	Apis, Vespa: Pronotumvorderrand; Formica: Hinterhauptswand	35—45	30—40	30—40	140—170	60—85	120	J ₂	IN1a

BH _{E3}	<i>Apis</i> : ventraler Episternumvorderrand; <i>Vespa</i> : Episternalhäcker, seitlich des Gelenkzapfens; <i>Formica</i> : 0	<i>Apis</i> : Kopfrückwand unter dem Hinterhauptloch; <i>Vespa</i> : Hinterhauptswand	♂ u. ♂ 15 ♀ 60—75	—	25	50—100	—	70—140	IN 3	—
BfP	am 2. Abdominalsegment									
BfP ₁	am Tergit, neben dem Kiel	Gelenkzapfen der Thoraxhinteröffnung	50	10—15	30	110—130	50	50—70	IIIN 10	IIIN 9
BfP ₂	am Sternit, vorne lateral	Gelenkhaut und seitlicher Rand der Thoraxhinteröffnung (<i>Apis</i> , <i>Vespa</i> ; + 1. Abd.stern.)	50	30—40	50	60	25	25	IIIN 10	IIIN 9
BfP ₃ ?	nur bei <i>Formica</i> : am Sternit, ventral vorne	Gelenkhaut und Unterrand der Thoraxhinteröffnung, Metacoxen innen hinten	—	30—60	—	—	50—70—120	—	—	IIIN 9
BfG	nur bei <i>Formica</i> : am 3. Abdominalsternit	Unterrand der Petiolushinteröffnung	—	25	—	—	35—50	—	—	NP
BfC	am Thorax-Coxalgelenk									
BfC ₁	am Procoxalgelenk									
BfC ₁₁	an Coxaeöffnung, außen	Proepisternum	40—50	25	25	60	50	85—100	IN 5	IN 4
BfC ₁₂	an Coxaeöffnung: <i>Apis</i> : innen vorne; <i>Vespa</i> : vorne; <i>Formica</i> : außen vorne	<i>Formica</i> : Proepisternum; <i>Apis</i> , <i>Vespa</i> : Prosternum	35	15—20	40—50	50	25	50	IN 9	IN 4
BfC ₁₃	an Coxaeöffnung: <i>Apis</i> : innen hinten; <i>Vespa</i> : innen; <i>Formica</i> : innen vorne	Prosternum	40	25	35—40	50	25	50	IN 9	IN 4

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Bezeichnung	Lage des Borstenfeldes	Widerlager	Zahl der Borsten			Länge der Borsten (µ)			Innerviert durch	
			<i>Apis</i>	<i>Formica</i>	<i>Vespa</i>	<i>Apis</i>	<i>Formica</i>	<i>Vespa</i>	<i>Apis</i>	<i>Formica</i>
BfC ₁₄	nur <i>Apis</i> : am Außeneck des Episternums, hinten	Procoxa	20	—	—	25—50	—	—	IN 4	—
BfC _{II}	am Mesocoxalgelenk									
BfC _{II1}	an Coxaöffnung außen	Gelenkgrubenrand	30	25	35	70	25	50	IN 6	IN 6
BfC _{II2}	an Coxaöffnung: <i>Apis</i> , <i>Vespa</i> : innen vorne; <i>Formica</i> : innen hinten	Gelenkgrubenrand	40—45	20—25	30	50	25	50	IN 6	IN 7
BfC _{II3}	an Coxaöffnung: <i>Apis</i> , <i>Vespa</i> : innen hinten; <i>Formica</i> : hinten	Gelenkgrubenrand	35	10—15	25	50	25	50	IN 6	IN 8
BfC _{III}	am Metacoxalgelenk									
BfC _{III1}	an Coxaöffnung außen	Gelenkgrubenrand	30	25	50	50	35	35	IN 8	IN 3
BfC _{III2}	an Coxaöffnung: <i>Apis</i> , <i>Vespa</i> : innen vorne; <i>Formica</i> : innen	Gelenkgrubenrand	35	20	20	50	25	25	IN 8	IN 5
BfC _{III3}	an Coxaöffnung: <i>Apis</i> , <i>Vespa</i> : innen hinten; <i>Formica</i> : hinten Mitte	Gelenkgrubenrand	35	15	20	50	20	25	IN 9	IN 5
BfT	an den Trochanteren, proximal									
BfT _I	am Protrochanter	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand								
BfT _{II}	am äußeren Gelenkrand der oberen Trochan- teröffnung	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	20	5	10—15	20—25	10	25	IN 9	IN 7

BfT ₁₂	am vorderen Zapfen des Gelenkran- des der oberen Trochanteröff- nung	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	20	10	20	20—25	10	25	IN 9	IN 7
BfT _{II}	am Mesotrochanter	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand								
BfT _{II1}	wie bei BfT _{II1}	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	20	10	10	20—25	10	25	IIIN 6	IIIN 7
BfT _{II2}	wie bei BfT _{II2}	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	15	10	20	20—25	10	25	IIIN 6	IIIN 7
BfT _{III}	am Metatrochanter	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand								
BfT _{III1}	wie bei BfT _{II1}	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	20	10	10	20—25	10	25	IIIN 8	IIIN 5
BfT _{III2}	wie bei BfT _{II2}	Gelenkhaut bzw. Coxa- rand	30	5	20	20—25	10	25	IIIN 8	IIIN 5

Tabelle 3. Anzahl der Borsten des rechten und linken Gasterborstenfeldes (BfG) von *Formica polyctena*

Tier Nr.	Anzahl der Borsten des rechten BfG	Anzahl der Borsten des linken BfG
1	25	24
2	21	27
3	23	23
4	26	24
5	29	23 (24)
6	26	23
7	20	24
8	20	21
9	24	28
10	25	22
11	27	19
12	22	22
13	29	26
Mittel	24	24

III. Lage und Bau der einzelnen Borstenfelder

1. Die Borstenfelder des Fühlers (BfF)

Der Pedicellus trägt bei *Formicoidea* und *Vespidae* zwei Bf. an seinem proximalen Ende, eines an seiner Außenseite und das andere an der Innenseite (Abb. 1). (Die Innenseite ist bei Abbiegen der Geißel gegen den Scapus zum Scapus hin gerichtet.) Beide Bf. besitzen nur wenige, kurze Borsten. Bei den *Apidae* ist das innere Bf. zweigeteilt. Bei abgebogener Fühlergeißel werden die innenstehenden Borsten von der Gelenkhaut überdeckt und abgebogen, bei gestrecktem Fühler sind sie frei und die Borsten des außen gelegenen Feldes stoßen gegen den Rand des Scapus. BERLESE (1909, Fig. 799) bildet die Borsten am Pedicellus von *Vespa crabro* ab.

An dieser Stelle sei auch auf das Johnstonsche Organ hingewiesen, ein Scolopidiensystem, das im Pedicellus gelegen ist und Verbiegungen der Fühlergeißel gegen den Pedicellus wahrnimmt. Es ist bei Hymenopteren sehr gut entwickelt

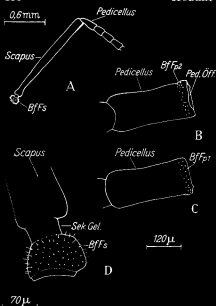


Abb. 1 A—D. Die Borstenfelder am Fühler von *Formica polyctena*. A Scapus und Pedicellus mit halber Fühlergeißel. B Pedicellus von innen. C Pedicellus von außen. (Innen: bei Abbiegen des Fühlers zum Scapus gerichtete Seite des Pedicellus.) D Scapugelenksockel mit Sekundärgelenk des Scapus. Ped. Off. Pedicellusöffnung; Sek. Gel. Sekundärgelenk. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

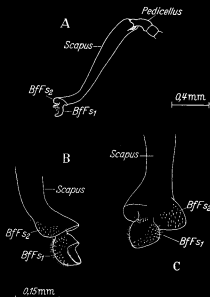


Abb. 2 A—C. Die Borstenfelder am Fühler von *Myrmica rubida*. A Scapus und Pedicellus. B Unterer Teil des Scapus von der Seite, mit dem BfF_{s1} auf dem Scapugelenksockel und dem BfF_{s2} an der Unterseite des Überdachs. C Unterer Teil des Scapus von unten gesehen.

Abkürzungen der Borstenfelder
s. S. 480

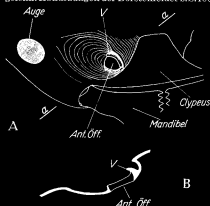


Abb. 3 A u. B. Die Antennenöffnung des Kopfes bei *Myrmica rubida*. A Vordere, rechte Seite des Kopfes. Die Kopfskulptur ist nur in der Nähe der Antennenöffnung eingezeichnet. B Schnitt durch die unmittelbare Umgebung der Antennenöffnung; Schnitttrichtung: s—s in Abb. 3 A. Ant. Off. Antennenöffnung; V Vorsprung des Randes der Antennenöffnung, über den das Überdach der Scapusbasis greift

(BERLESE 1909: *Vespa*, *Polistes*; EGGERS 1924, 1928; *Apis*, *Formica*, *Bombus*; VOWLES 1954: *Myrmica*). In Anbetracht der geringen Borstenzahl und Borstenlänge der BfF_P ist anzunehmen, daß diese Bf. im Verhältnis zum Johnston'schen Organ bei der Wahrnehmung von Geißelabbiegungen nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen.

Der Scapus ist bei allen untersuchten Hymenopteren an der Basis kugelförmig zu einem Gelenkkopf gerundet, der von einem Band von Borsten umgeben ist: BfF_S (Abb. 1D). Dieser Scapugelenkkopf sitzt in der Antennengrube des Kopfes, deren Ränder etwas aufgewölbt sind. Gegen die Ränder der Antennengrube stoßen die Borsten und werden je nach der Stellung der Antenne in einem verschiedenen Bezirk am stärksten, in

den anderen Teilen des Feldes schwächer oder gar nicht abgebogen. Das Bf_F wird stets von zahlreichen, ziemlich langen und dichtstehenden Borsten gebildet.

Über dem Gelenkkopf ist der Scapus, wie die Abbildungen zeigen, halsartig eingeschnürt; die Cuticula ist an dieser Einschnürung wesentlich biegsamer und dünner als am Gelenkkopf und am darüber gelegenen Teil des Scapus, meist auch schwächer pigmentiert. Bei *Formica polycetena*, ist der „Hals“ so schwach sklerotisiert, daß der Scapus in diesem „Sekundärgelenk“ bei stärkerem seitlichen Zug geringfügig abgebogen werden kann. Aktiv kann das nicht geschehen. Versucht man einer Ameise den Fühler auszureißen, indem man ihn am Scapus faßt, so reißt der Scapus meist in diesem Sekundärgelenk.

Besonders erwähnt werden muß der Fühlerbau der *Myrmiciden* (Abb. 2). Auch hier ist der Scapus über dem Gelenkkopf, der das umfangreiche Bf_F trägt, halsartig eingeeignet; jedoch zum Unterschied von den anderen Ameisen tritt der Scapus über dem Hals dachförmig vor. Das Dach trägt an seiner Unterseite 25–30 etwa 10–20 μ lange Borsten. Die Umrandung der Antennengrube im Kopf springt mit ihrem oberen Rand breit leistenartig vor (Abb. 3, Vorsprung V); die Leiste schiebt sich zwischen Scapugelenkkopf und Scapusdach. Innen bildet sie das Widerlager für die darunterstehenden Borsten des Scapugelenkkopfes, außen das Widerlager für die darüberstehenden Borsten des Scapusdaches.

BÖHM (1911) fand bei Lepidopteren am proximalen Teil des Scapus und des Pedicellus Borstengruppen, deren eigenartigen Bau — sie sind besonders spitz und manchmal gegabelt — auch SCHNEIDER u. KAISLING (1957) betonten. Möglicherweise sind sie mit den Bf_F der Hymenopteren homolog.

2. Die Borstenfelder am Halsgelenk (Bf_H)

LINDAUER u. NEDEL (1959) fanden am Halsgelenk der Honigbiene ein großes Bf_H , das auf der Außenseite der Zapfen der Proepisterna, an denen der Kopf aufgehängt ist, liegt. Sie nannten es das „Nackenorgan“. Eine genaue Nachuntersuchung ergab jedoch bei allen untersuchten Hymenopteren am Hals mindestens zwei homologe Bf_H , zu denen noch weitere Bf kommen, die sich nicht bei allen Arten finden lassen.

Bf_{HK} : Bei allen untersuchten Arten umgibt ein schmales Band von Borsten den ventralen Rand des Hinterhauptsloches (Abb. 4, 5). Die Borsten werden maximal abgebogen, wenn das Tier nach oben läuft; dabei wird durch das Gewicht des Kopfes das Borstenband genau gegen den ventralen Vorderrand des Proepisternums bzw. die dazwischenliegende, umfangreiche Kehlhaut gedrückt. Läuft das Tier nach unten, so wirkt das Gewicht des Kopfes in entgegengesetzter Richtung; das Bf_H wird minimal gereizt. JANET (1905, Pl. 3) gibt die Abbildung eines Sagittalschnittes durch den Kopf einer Königin von *Lasius niger*, auf der die Borsten des Bf_{HK} eingezeichnet sind; im Text ist jedoch nicht auf sie eingegangen.

Bf_{HE1} : Auch dieses Feld findet sich bei allen untersuchten Arten. Es ist bei der Honigbiene das „Nackenorgan“ und wurde zuerst von REHM (1939, 1950) beschrieben (Abb. 6). Bei Apiden und Vespiden (Abb. 6, 7) ist es das Bf_H mit der größten Borstenzahl und den längsten Borsten. Die dem Bf_{HE1} gegenüberliegende Stelle der Hinterhauptschuppe ist glatt und gerundet. Abhängig von der Stellung des Tieres im Raum werden jeweils andere Bezirke des Feldes maximal abgebogen.

Eine besondere Ausbildung zeigt das Kopfgelenk bei den *Formicoidea* (Abb. 8, 9, 10). Auch hier hängt der Kopf mit zwei seitlichen Vorsprüngen der Umrandung des Hinterhauptsloches über je einer kurzen Sehne an zwei Zapfen, die die Proepisterna bilden. Diese beiden Gelenkzapfen, die nach innen zu in Apodeme auslaufen (Querapodem), tragen ein gut ausgebildetes Bf_{HE1} , das sicher dem der Apiden und Vespiden entspricht. Über diese Gelenkzapfen, an denen der Kopf hängt und

die ich Innenzapfen des Episternums nenne, wölbt sich das Episternum bei allen Ameisen noch zu einem zweiten, zapfenartigen Gebilde vor, das halbkreisförmig

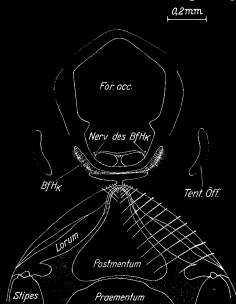


Abb. 4

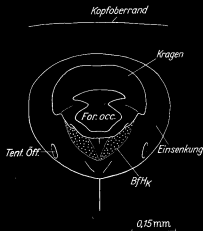


Abb. 5

Abb. 4. Das Hinterhauptloch von *Apis mellifica* und seine Umgebung. Lorum, Stipes, Post- und Praementum: basale Teile der Maxillen und des Labium. Forocc. Hinterhauptloch; Tent. Öff. Tentoriumöffnung. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 5. Das Hinterhauptloch von *Formica polyteta* und seine Umgebung. Kragen: die vorragende Umrandung des Hinterhauptloches. Einsenkung: die ins Kopflinnere gerichtete Vertiefung der Hinterhauptswand, die den Kragen umgibt. Abkürzungen s. Abb. 4

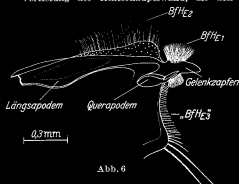


Abb. 6

Abb. 6. Vorderer Teil des linken Episternums des Prothorax von *Apis mellifica*, von innen gesehen. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

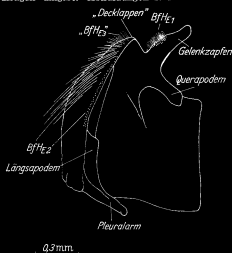


Abb. 7

Abb. 7. Linkes Episternum des Prothorax von *Vespa saxonica* von oben gesehen. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

den Innenzapfen überdeckt (Deckklappen) und an seiner Außenseite ebenfalls ein Bf., nämlich BfH₂ trägt. Das Bf. des Innenzapfens reibt gegen die Innenseite

einer kragenartigen Erhebung der Umrandung des Hinterhauptsloches. Dieser Kragen schiebt sich zwischen Innenzapfen und Deckklappen des Episternums (Abb. 8). Das Bf. des Deckklappen hat sein Widerlager in der den Kragen des Hinterhauptsloches umgebenden Wand der Kopfkapsel. Diese ist durch eine völlig glatte Einbuchtung genau an die Form des Deckklappen angepaßt. Durch Innenzapfen und Deckklappen entsteht ein doppeltes Kopfgelenk mit innerem und äußerem Borstenfeldbesatz; die bei Apiden und Vespiden noch relativ frei liegende Halshaut ist von den Deckklappen der Episterna gänzlich abgedeckt. Besonders gut ausgebildet findet sich das Doppelgelenk bei *Dolichoderus decollatus* (Abb. 10).

Nach seinem Bau zu urteilen, vermittelt das Episternum der Vespiden zwischen dem einzapfigen Typ der Apiden und dem zweizapfigen der *Formicoidea* (Abb. 7). Hier erhebt sich außerhalb des Innenzapfens, der das BfH_{E1} trägt, ein Höcker („Deckklappen“) mit dichtem Borstenbesatz. Es ist allerdings fraglich, ob es sich dabei um ein echtes Bf. handelt. Der Höcker bedeckt jedoch den Innenzapfen bei weitem nicht so vollständig, wie das der Außenzapfen der Ameisen tut.

Bei Ameisen finden sich am Halsgelenk nur die drei bisher besprochenen Bf. Bei *Apis*, *Vespa* und *Bombus* kommen noch weitere hinzu. Allen drei Gattungen ist ein längliches Bf. gemeinsam, das am dorsalen Rand des Episternums etwa am Ende des Gelenkzapfens

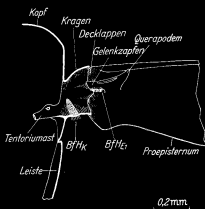


Abb. 8. Medianer Sagittalschnitt durch das Halsgelenk von *Formica polyteta*; Blick von innen auf das rechte Episternum des Prothorax. Das Episternum wurde etwas aus seiner natürlichen Lage nach hinten gezogen, um zu zeigen, wo das BfH_{E1} sitzt. Der Kragen ist der vorgewölbte Rand des Hinterhauptsloches. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

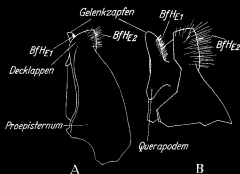


Abb. 9

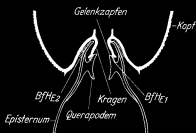


Abb. 10

Abb. 9 A u. B. Rechtes Proepisternum von *Formica polyteta* von oben gesehen. A intakt; BfH_{E1} ist als schwarzer Punkt angegeben. B Vorderer Teil des Proepisternums stärker vergrößert. Ein Teil des dorsalen, vorderen Endes des Episternums ist abgetragen, um die genaue Lage des BfH_{E1} zu zeigen. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 10. Frontalschnitt durch das Halsgelenk von *Dolichoderus decollatus*, schematisiert. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

beginnt und bis zur Mitte dieses dorsalen Randes nach hinten zieht: BfH_{E2} (Abb. 6, 7). Die Borsten sind lang und — besonders die weiter hinten gelegenen —

haben rundlich abgebogene Spitzen. Dadurch wird wahrscheinlich bewirkt, daß die Borsten nur nach innen zu bewegt werden können. Der seitliche Vorderrand des

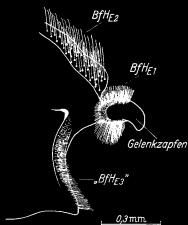


Abb. 11. Vorderteil des rechten Propisternums der Königin von *Apis mellifica*, schräg von vorne und unten gesehen. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Pronotums biegt diese Borsten ab, um so mehr, je stärker der Kopf und die Episterna an das Pronotum herangezogen werden.

Bei *Apis* findet sich noch eine weitere Borstengruppe am Vorderrand des Episternums, die z. B. beim Lauf nach oben von der ventralen Kopfrückwand gereizt wird. Diese Borsten stehen bei der Bienenarbeiterin (Abb. 6) fast nur in einer Reihe am Episternalrand: „BfH_E3“. Bei der Bienenkönigin jedoch ist diese Borstenreihe zu einem Band mit zahlreichen Borsten verbreitert (Abb. 11). Eine Erklärung für diesen Dimorphismus kann ich nicht geben. Die Drohne gleicht in der Ausbildung dieses Bf., wie auch aller anderen, mehr der Arbeiterin als der Königin.

Ein weiteres Bf. am Episternum von Apiden: BfC_4, das aber nicht zum Halsgelenk, sondern zum Procoxalgelenk gehört, wird auf S. 494 besprochen.

3. Die Borstenfelder am Petiolusgelenk (BfP)

Bei apokriten Hymenopteren liegt das Gelenk zwischen Brust und Hinterleib zwischen 1. und 2. Abdominalsegment; das 1. Abdominalsegment ist dem Thorax eng angeschlossen (Propodealsegment). Bei Formicoideen ist außerdem das 2. Abdominalsegment als Petiolus vom restlichen Hinterleib abgegliedert. Bei den übrigen Apokriten hingegen ist das 2. Abdominalsegment bereits das 1. Gastersegment. Als Gaster wird jeweils der als „Hinterleib“, also als deutliches Tagma erkennbare Komplex von Abdominalsegmenten bezeichnet. Die Abdominalgliederung der apokriten Hymenopteren läßt sich an den Abb. 21–23 ablesen.

Am Gelenk zwischen 1. und 2. Abdominalsegment, das ich als Petiolusgelenk bezeichne, liegen bei allen untersuchten Arten mindestens zwei paarige Bf.; bei manchen Ameisen kommt noch ein drittes, unpaares hinzu.

BfP_1 ist stets am Vorderrand des 2. Abdominaltergites nahe der Medianlinie ausgebildet (Abb. 12, 13A, 14A). Es liegt beiderseits des Kiels, den das Tergit bildet (v. STRYX 1930) und mit dem es zwischen zwei Gelenkzapfen der Thoraxhinteröffnung greift. Durch eben diese Gelenkzapfen werden die Borsten des BfP_1 auch abgebogen, um so stärker, je steiler die Lauffläche steht, auf der sich das Tier bewegt und je geringer die Abweichung von einer positiv geotaktischen Orientierungsrichtung ist.

Ein zweites, stets vorhandenes, paariges Bf.: BfP_2 liegt lateral an den Vorderecken des 2. Abdominalsternites. Seine Borsten werden von der Gelenkhaut zwischen Thorax und Gaster bzw. Petiolus, in der bei Apiden und Vespiden das 1. Abdominalsternit als etwas verdickte Platte eingebettet ist, abgebogen; am stärksten, wenn der Gaster zur Seite gedreht oder gesenkt wird, also bei transversalem Lauf auf senkrechter Lauffläche, bzw. beim Lauf auf der horizontalen Fläche.

Bei *Poneriden* und *Doryliden* ist am 2. Abdominalsternit ein drittes, unpaares BfP_3 ausgebildet (Abb. 13A). Das Feld liegt median hinter dem ventralen Rand der

Petiolusvorderöffnung und wird von dem ventralen Rand der Thoraxhinteröffnung am stärksten beim Senken des Hinterleibes gereizt. Bei Formiciden und Dolichoderiden tritt an der gleichen Stelle eine Ansammlung von recht ver-

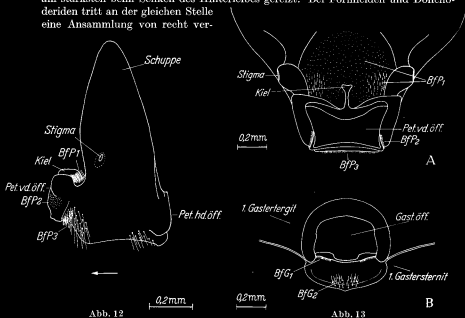


Abb. 12. Petiolus von *Formica polyctena*. Der Pfeil gibt die Richtung zum Kopf an. Pet.vd.öff. Petiolusvorderöffnung; Pet.ht.öff. Petiolushinteröffnung. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 13A u. B. *Ectaoomma tuberculatum* (Poneridae). A Petiolusvorderöffnung von vorne. B Gasteröffnung von vorne. Pet.vd.öff. Petiolusvorderöffnung; Gast.öff. Gasteröffnung. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 14A—C. *Formica polyctena*. A Petiolusvorderöffnung von vorne. B u. C Schematischer Sagittalschnitt durch das Gastergelenk. B Gaster aus seiner Lagerung am Petiolus herausgezogen. C natürliche Lage. Pet. Petiolus. Andere Abkürzungen s. Abb. 12 und 13

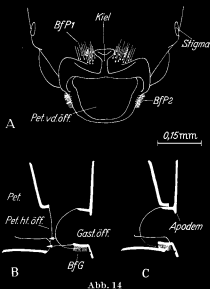


Abb. 14

schieden langen Borsten auf, die aber vielleicht kein echtes Bf. darstellt (Abb. 12). Bei *Formica* stehen die längsten Borsten am äußeren, hinteren Rand der Gruppe, die kürzesten vorne und in der Mitte. Dieses „BfP₃“ wird besonders dann von dem ventralen Rand der Thoraxhinteröffnung und von den Innenflächen der Hintercoxen gereizt, wenn der Hinterleib zum Gitausspritzen nach vorne gebogen wird.

4. Die Borstenfelder am Gastergelenk (BfG)

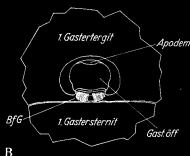
Nur bei den *Formicoidea* gibt es zwischen 2. und 3. Abdominalsegment ein weiteres Gelenk, das Gelenk zwischen Petiolus und Gaster (bzw. bei Myrmiciden zwischen Petiolus und Postpetiolus), das ich Gastergelenk nenne. Es trägt bei allen Ameisen ein paariges Bf., das am Vorderrand des 3. Abdominalsternites gelegen ist: BfG (= BfG₁). Der ventrale Rand der Gaster- bzw. Postpetiolusöffnung ist leistenartig vorgezogen; an der Unterseite dieser Leiste sitzt das BfG. Der

untere Rand der Petiolushinteröffnung bildet eine U-förmige Lippe aus, über die sich die Leiste mit dem BfG schiebt, wobei die Borsten abgebogen werden (Abb. 14 B, C; 15). Die Abbiegung ist maximal, wenn der Gaster — z. B. beim Lauf des Tieres auf der horizontalen Fläche — nach unten hängt, minimal bei negativ geotaktischem Lauf auf der senkrechten Wand.

Bei *Poneriden* und *Doryliden* gibt es am 3. Abdominalsegment noch ein weiteres



A



B

Abb. 15



Abb. 16

Abb. 15 A u. B. *Formica polyctena*. A Petiolushinteröffnung von hinten. B Gasteröffnung von vorne. Abkürzungen s. Abb. 12 und 13

Abb. 16. Gastervorderende von *Ectaoomma tuberculatum* (Poneridae) von der linken Seite gesehen. 1., 2., 3. Gast., 1., 2., 3. Gastersegment. Gast.öff. Gasteröffnung. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Bf.; BfG₂ (Abb. 13 B, 16). Das 3. Abdominalsternit bildet einen Vorsprung unter der das BfG₁ tragenden Leiste und trägt an seiner Oberseite das BfG₂. Der Vorsprung umfaßt die U-förmige Lippe des Petiolushinterrandes von unten. Gegen diese Lippe ist also von oben das BfG₁ und von unten das BfG₂ gerichtet. Auch BfG₂ wird am stärksten bei Gastersenkung gereizt.

5. Das Postpetiolus-Gastergelenk der Myrmiciden

Bei allen Ameisen, außer den Myrmiciden, beginnt mit dem 3. Abdominalsegment der Gaster. Bei den Myrmiciden hingegen ist das 3. Abdominalsegment als zweites Stielchenglied, als Postpetiolus, vom restlichen Hinterleib abgeschnürt und erst mit dem 4. Abdominalsegment beginnt der Gaster (Abb. 23). An seinem Vorderende trägt der Postpetiolus das stets am 3. Abdominalsternit ausgebildete BfG, an dem Gelenk zwischen 3. und 4. Abdominalsegment, dem Gelenk zwischen Postpetiolus und Gaster also, ist kein Bf. ausgebildet, obwohl der Gaster in diesem Gelenk durchaus aktiv und frei beweglich ist. Dieser Umstand bildet die Voraussetzung für ein besonders wichtiges Experiment zur Klärung der Funktion der Bf. (s. S. 509).

6. Die Borstenfelder an den Coxalgelenken (BfC)

Die Beine der Insekten gelenken mit den Coxen am Thorax. Bei allen untersuchten Arten trägt jede Coxe um ihre obere, dem Thorax zugewandte Öffnung drei Bf. Im folgenden sind die Bezeichnungen oben und unten, hinten und vorne, innen und außen jeweils auf die natürliche Lage des Beines bezogen. Abb.: *Apis*: 17, 18; *Formica*: 19, 20. Der die Coxalöffnung umgebende Rand der Coxa ist bei Ameisen besonders an der Meso- und Metacoxa zu einem Gelenkkopf hochgezogen,

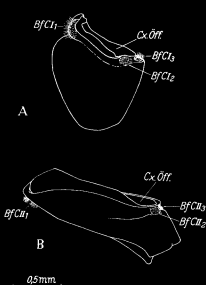


Abb. 17 A u. B. *Apis mellifica*. A Rechte Procoxa von vorne. B Rechte Mesocoxa von vorne. Cx.Öff. zum Thorax gerichtete Öffnung der Coxa. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

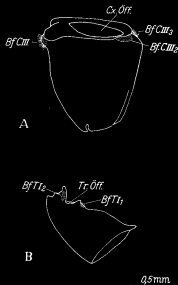


Abb. 18 A u. B. *Apis mellifica*. A Rechte Metacoxa von vorne. B Linker Prothorax von vorne. Tr.Öff. zur Coxa gerichtete Trochanteröffnung. Andere Abkürzungen s. Abb. 17

der tief in der entsprechenden Öffnung im Thorax sitzt. Außen an diesem Gelenkkopf oder, bei nur wenig erhobenem Rand, außen auf einem etwas vorgewölbten Buckel des Gelenkranbes, befindet sich BfCl_{I, II, III, I}, das stets bei allen untersuchten Arten leicht auffindbar ist. Zwei weitere Bf.: BfCl_{I, II, III 2} und BfCl_{I, II, III 3} gruppieren sich mehr oder weniger entfernt von BfCl_{I, II, III 1} um den Rand der Coxalöffnung, können aber von Art zu Art und Segment zu Segment verschieden liegen, so daß nicht immer sicher zu sagen ist, welche der beiden Felder einander entsprechen. Das Ergebnis der Anordnung ist jedenfalls stets, daß die runde oder ovale Coxalöffnung von drei Bf. umgeben ist, die ihr Widerlager in dem Skelet finden, das die thorakale Coxalöffnung umgibt. Die Borsten werden selten durch direkte Berührung mit den Skeletteilen abgelenkt, meist stoßen sie auf die dazwischengefaltete Gelenkmembran. Soweit sich überblicken läßt, werden alle BfC bei jeder Körperlage gereizt. Jedoch liegt das Schwergewicht der Reizung der einzelnen Felder jeweils anders, wenn eine Coxe nach vorne, nach hinten oder nach außen bewegt wird. Die drei Bf. können sicherlich kontinuierlich jede Lage der Coxa, an der sie sich befinden, anzeigen.

Bei den Apiden findet sich am Procoxalgelenk außer den drei coxalen Bf. noch ein viertes: BfC₁₄, das gemeinsam mit jenen die Stellung der Procoxa kontrolliert. Es ist ein Bf., das am äußeren und hinteren ventralen Eck des Proepisternums liegt und von der Procoxa bei ihrer Bewegung mehr oder weniger stark berührt wird. Die Borsten sind jedoch kurz und nicht sehr zahlreich.

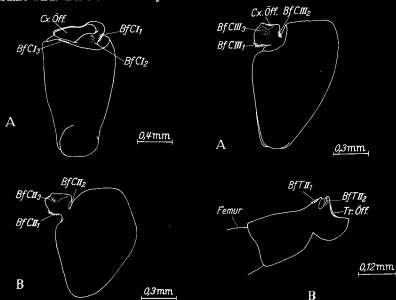


Abb. 19 A u. B. *Formica polyctena*. A Linke Procoxa von vorne. B Linke Mesocoxa von hinten. Abkürzungen s. Abb. 17

Abb. 20 A u. B. *Formica polyctena*. A Linke Metacoxa von hinten. B Rechter Mesotrochanter von vorne. Abkürzungen s. Abb. 17 und 18

7. Die Borstenfelder an den Trochanteren (B/T)

So wie jede Coxa der untersuchten Hymenopteren je drei Bf. trägt, trägt jeder Trochanter, das auf die Coxa folgende Beinglied, zwei Bf. Abb.: *Apis*: 18 B; *Formica*: 20 B. Jedoch sind die Bf. am Trochanter sehr borstenarm und die Borsten sehr kurz. Die Bf. befinden sich an dem der Coxa zugewandten Ende des Trochanters, eines an einem kleinen, nach vorne gerichteten Zapfen: BfT_{I, II, III 2}, das andere am äußeren Rand der Trochanteröffnung: BfT_{I, II, III 1}. Die Borsten werden vom Rand der distalen Coxaöffnung abgebogen und dienen zur Kontrolle der Femurstellung, da Trochanter und Femur kaum gegeneinander beweglich sind. An der Oberseite des Trochanters, sowie auch am Femur, finden sich noch Sensilla campaniformia.

Damit sind die bei den untersuchten Hymenopteren vorgefundenen Bf. kurz beschrieben. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß an allen wichtigen Gelenken (außer an den distalen Beingelenken und dem Postpetiolus-Gastergelenk der Myrmiciden) Bf. vorhanden sind, die so angelegt sind, daß sie die Stellung der gelenkenden Teile zueinander an der Zahl, dem Ort und dem Abbiegungsgrad der abgebogenen Borsten wahrzunehmen gestatten.

Einen Überblick darüber, wo überall Bf. bei einer Apide, einer Formicide und einer Myrmicide vorkommen, geben die Abb. 21 (*Apis*), Abb. 22 (*Formica*) und Abb. 23 (*Messor*).

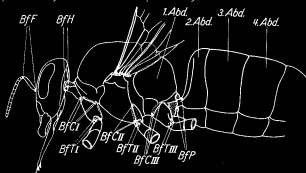


Abb. 21. *Apis mellifica*, Arbeiterin. Als schwarze Punkte sind die Borstenfelder angegeben. 1., 2., 3., 4. Abd.: 1., 2., 3., 4. Abdominalsegment. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

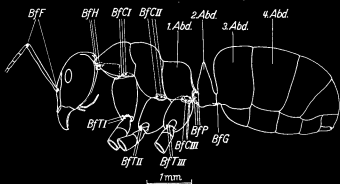


Abb. 22. *Formica polyctena*, Arbeiterin. Als schwarze Punkte sind die Borstenfelder angegeben. Abkürzungen s. Abb. 21

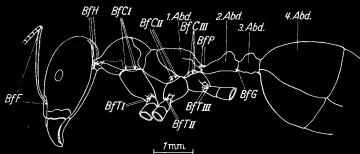


Abb. 23. *Messor barbarus*, Arbeiterin. Als schwarze Punkte sind die Borstenfelder angegeben. Abkürzungen s. Abb. 21

Schnittserien durch alte Puppen und frischgeschlüpfte Exemplare von *Formica polyctena* und *Apis mellifera* zeigen, daß die Borsten aller Bf. von bipolaren Sinneszellen innerviert sind. (Fixierung: Bouin, Dubosq-Brasil; Einbettung in Paraffin 56–58°; Hämatoxylin-Eosin-Färbung.) Bei den Borsten dürfte es sich, nach Bau und Länge zu urteilen, um Sensilla trichodea und Sensilla chaetica handeln, wenn man die Definitionen dieser Begriffe von SCHNEIDER u. KAISLING (1957) zugrunde legt. Jedoch wurde diese Frage nicht genauer untersucht.

Um wenigstens einen Begriff davon zu haben, wieweit Bf. an den Gelenken von Insekten anderer Ordnungen verbreitet sind, wurden folgende Stichproben gemacht. (Eingehende, vergleichende Untersuchungen darüber sind in Angriff genommen.)

Heteroptera: *Dorycoris baccarum*; das Vorkommen von Bf. ist fraglich.

Hymenoptera: s. oben.

Coleoptera: Bei *Carabus cancellatus* und *Coccinella septempunctata* nur kleine Bf. Dagegen bei *Geotrupes stercorarius* sehr gut ausgebildete Bf. an mehreren Gelenken.

Planipennia: *Chrysopa spec.*; Bf. sind vorhanden.

Lepidoptera: *Vanessa urticae*; das Vorkommen von Bf. ist fraglich.

Diptera: *Musca spec.*, *Calliphora erythrocephala*; Bf. sind sehr gut ausgebildet. Dazu kommen die Angaben verschiedener Autoren:

Odonata: Viele Gattungen (MITTELSTAEDT 1947, 1950; FULDNER 1954/55): Bf. sind sehr gut ausgebildet.

Saltatoria: Viele Gattungen (GOODMAN u. HASKELL 1959): Bf. sind vorhanden.

Mantodea: *Mantis spec.* (PRINGLE 1938; MITTELSTAEDT 1957): Bf. sind vorhanden.

Blattaria: *Periplaneta americana* (PRINGLE 1938): Bf. sind gut ausgebildet.

Schon diese wenigen Angaben zeigen deutlich die weite Verbreitung der Bf. an den Gelenken der Insekten. Daß diese Organe durchaus nicht alle die gleiche Funktion zu haben brauchen, zeigt schon die Tatsache, daß die Bf. z. B. bei der Honigbiene als Schweresinnesorgane, bei den Libellen aber als dynamische Organe zur Wahrnehmung der Winkelbeschleunigung dienen, wobei sich diese beiden Möglichkeiten, die von den Bf. kommenden Informationen zu verwerten, durchaus nicht gegenseitig ausschließen. Dem allen liegt jedenfalls immer die Fähigkeit der Bf. zugrunde, die Stellung der Körperteile zueinander zu kontrollieren und damit dem Tier zu ermöglichen, diese Stellung konstant zu halten. Ein bestimmter Sollwert der Gelenkstellung kann dabei gegen den Einfluß optischer Orientierungskomponenten (z. B. Libellen und *Mantis* MITTELSTAEDT's, Saltatorien GOODMAN u. HALKELL's), gegen den Einfluß von Trägheitskräften (Libellen MITTELSTAEDT's bei passiver Änderung der Flugrichtung) oder gegen den Einfluß der Schwerkraft (Bienen LINDAUER u. NEDEL's) aufrechterhalten werden. In welcher Weise die Meldungen der Bf. über die Gelenkstellung verwertet werden und damit, als welche Organe diese Bf. dienen, wird durch die Art der Auswertung im ZNS bestimmt.

Im Hinblick auf die ungeklärten Schwererezeptoren von *Calliphora* (G. SCHNEIDER 1953) und *Geotrupes* (BIRUKOW 1954) gibt die Tatsache, daß sich bei diesen Tieren reich entwickelte Bf. finden, neue Möglichkeiten zu Experimenten an die Hand.

B. Die Innervierung der Borstenfelder

Zu einer genauen morphologischen Beschreibung der Bf. gehört auch die Klärung der Frage, wie die Bf. innerviert werden. Da über das periphere Nervensystem im Thorax der Hymenopteren nur sehr wenige Angaben in der Literatur existieren, die Bf. aber so zahlreich sind, wurde das gesamte prothorakale und ein Großteil des meso- und metathorakalen Nervensystems von *Apis mellifica*, *Vespa saxonica* und *Formica polyctena*, bei letzterer auch noch das des Petiolussegmentes, präpariert. Um wirklich ein vollständiges Bild des Innervierungsgebietes der einzelnen Nerven zu erhalten, war es notwendig, auch die Anatomie des Muskelsystems zu klären. Ich verzichte jedoch hier auf deren Wiedergabe; sie soll zusammen mit einer eingehenden Beschreibung des thorakalen peripheren Nervensystems der drei Arten Gegenstand einer gesonderten Veröffentlichung sein (in Vorbereitung).

Die Präparation erfolgte an Tieren, die in 70% Alkohol oder in Bouinscher Flüssigkeit fixiert waren. Präpariert wurden ungefärbte oder mit Boraxkarmin, Hämatoxylin oder Pikroindigokarmin (nach WITTIG 1955) schichtweise angefärbte Tiere. Es wurde unter dem Stereomikroskop mit Uhrmacherpinzetten und zugschärften Insektennadeln gearbeitet.

Nomenklatur: Die Nerven der Thorakalganglien werden von vorne nach hinten fortschreitend nach ihrem Austritt aus dem Ganglion nummeriert. Die Ganglien werden mit römischen Ziffern abgekürzt: I = erstes, II = zweites, III = drittes Thorakalganglion. Verschmolzene Ganglien erhalten nur eine einzige Kennziffer. Daß ein Nerv gemeint ist, gibt der Buchstabe N an; die folgende arabische Ziffer dient der fortlaufenden Numerierung der Nerven eines Ganglions. Beispiel: IN2 = 2. Nerv des I. Thorakalganglions. Einer Einführung HOLSTES (1910) folgend wurden zwei, bei Insekten fast stets vorhandene, aus dem Konnektiv zwischen Unterschlundganglion und I. Thorakalganglion entspringende Nerven als Jugularnerven J_1 und J_2 bezeichnet. Wichtige Äste eines Nerven werden manchmal mit a, b, c, d unterschieden; v bezeichnet eine Nervenbrücke.

I. Die Innervierung der Borstenfelder von *Apis mellifica*

Obwohl die Honigbiene morphologisch besonders durch die Monographie von SNOGRASS (1956) recht gut bekannt ist, gibt es über ihr thorakales peripheres Nervensystem nur vereinzelte Angaben. REHM (1939) macht einige Hinweise zur Innervierung der Prothorakalmuskulatur, LINDAUER u. NEDEL (1959) beschreiben die Innervierung des Nackenorgans (BfH_{E1}); den versorgenden Nerven nennen sie Nervus cervicalis. Außerdem beschreiben sie die Innervierung der BfP durch einen Nerven, den sie Nervus petioli heißen. Zusätzlich wird die Innervierung einiger Prothorakalmuskel angegeben. In Anbetracht der großen Zahl vorhandener Bf. möchte ich nicht für jeden, ein Bf. innervierenden Nerven eine lateinische Bezeichnung einführen. Ich verwende die Bezeichnungen Nervus cervicalis und

Nervus petioli daher nicht. Die Abb. 24 stellt ein Schema des peripheren Nervensystems im Prothorax der Honigbiene dar; Abb. 25 gibt das Schema der vom II. Thorakalganglion, das aus dem 2. und 3. Thorakal- und dem 1. und 2. Abdominalganglion verschmolzen ist, entspringenden Nerven wieder.

In diesen und den folgenden Abbildungen bedeutet der unmittelbare Übergang des Nerven in das Ganglion, daß er etwa seitlich am Ganglion entspringt. Ist der Nerv durch einen feinen Zwischenraum vom Ganglion getrennt, dann entspringt er

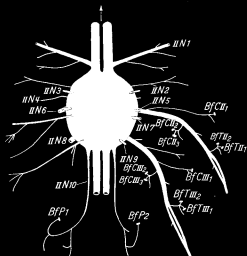


Abb. 24. Schema des Prothorakalganglions von *Apis mellifica* und der daraus entspringenden Nerven. Nerven, die Borstenfelder innervieren, tragen an ihrem Ende einen Querstrich und die Bezeichnung des innervierten Borstenfeldes. For.occ. Hinterhauptloch. Abkürzungen der Nerven s. S. 497 und Tabelle 2. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

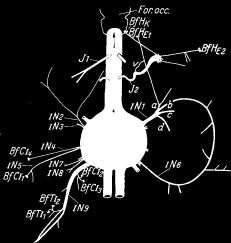


Abb. 25. Schema des II. Thorakalganglions von *Apis mellifica* und der daraus entspringenden Nerven. Nerven, die Borstenfelder innervieren, tragen an ihrem Ende einen Querstrich und die Bezeichnung des innervierten Borstenfeldes. Abkürzungen der Nerven s. S. 497 und Tabelle 2; Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

± weit von der Unterseite des Ganglions. Führt er, durch weiße Umrandung vom Ganglion getrennt, in das Ganglion hinein, so entspringt er dorsal. Ein unterbrochen gezeichneter Nerv verläuft unterhalb des Ganglions.

II. Die Innervierung der Borstenfelder von *Formica polyctena*

Über das periphere Nervensystem im Thorax von *Formica* gibt es keine Untersuchungen. Die Abb. 26 gibt ein Schema des gesamten peripheren Nervensystems im Prothorax; Abb. 27 zeigt einen Teil des peripheren Nervensystems in Meso- und Metathorax und Abb. 28 stellt das periphere Nervensystem, das vom Petiolusganglion ausgeht, dar. Das Petiolusganglion ist das 3. Abdominalganglion.

III. Die Innervierung der Borstenfelder von *Vespa saxonica*

Auch für *Vespa* liegen keine Untersuchungen am peripheren Nervensystem des Thorax vor. Unter Verweis auf die morphologische Arbeit (MARKL, in Vorbereitung) sei hier nur kurz das beschrieben, was von der Innervierung der homologen Bf. bei

Apis abweicht. Am Halsgelenk wird das BfH_K zum Unterschied von *Apis* nicht von einer Abzweigung des 2. Jugularnerven, sondern von einem sehr kurzen Nerven

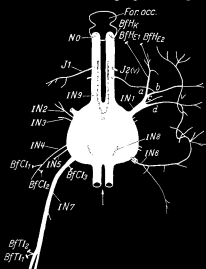


Abb. 26

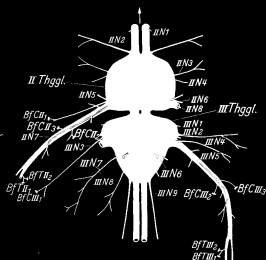


Abb. 27

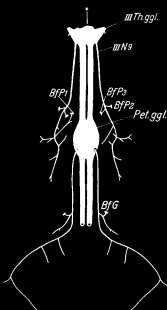


Abb. 28

Abb. 26. Schema des Prothorakalganglions von *Formica polyctena* und der daraus entspringenden Nerven. Nerven, die Borstenfelder innervieren, tragen an ihrem Ende einen Querstrich und die Bezeichnung des innervierten Borstenfeldes. For.occ. Hinterhauptslöcher. Abkürzungen der Nerven s. S. 497 und Tabelle 2. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 27. Schema des II. und III. Thorakalganglions von *Formica polyctena* und der daraus entspringenden Nerven. Nerven, die Borstenfelder innervieren, tragen an ihrem Ende einen Querstrich und die Bezeichnung des innervierten Borstenfeldes. II, III Thggl.; II. und III. Thorakalganglion. Abkürzungen der Nerven s. S. 497 und Tabelle 2. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

Abb. 28. Schema des Petiolusganglions von *Formica polyctena* und der daraus entspringenden Nerven. Nerven, die Borstenfelder innervieren, tragen an ihrem Ende einen Querstrich und die Bezeichnung des innervierten Borstenfeldes. Pet.ggl. Petiolusganglion; III Thggl., III. Thorakalganglion. Abkürzungen der Borstenfelder s. S. 480

innerviert, der ganz hinten und nahe der Medianlinie aus dem Unterschlundganglion entspringt. Das BfH_{E2} , das bei *Apis* von einem Ast des 2. Jugularnerven innerviert wird, wird bei *Vespa* von einem Ast des IN 1 innerviert. Das ist ein Hinweis darauf, daß diese beiden Bf. bei *Vespa* und *Apis* nicht homolog sind. Die Innervierung der übrigen, vom I. und II. Thorakalganglion versorgten Bf. stimmt bei *Vespa* und *Apis* in großen Zügen überein.

Die Innervierung der Bf. der Antennen wurde bisher nicht in Betracht gezogen. Präparation von Tieren, deren Nerven mit Methylenblau supravital angefärbt waren (MEYER 1953), sowie auch Schnitte zeigten, daß sowohl BFF₈ als auch die BFF_p bei allen drei Arten von Abzweigungen des Antennennerven innerviert werden.

Die Trochanterfelder werden von sehr kurzen, aber deutlichen Abzweigungen des jeweiligen Beinnerven innerviert.

Als für diese Arbeit wichtigstes Ergebnis der Studien am peripheren Nervensystem von *Apis*, *Formica* und *Vespa* sei festgehalten, daß alle aufgefundenen Bf. innerviert sind und zwar leitet wahrscheinlich stets ein einheitlicher, distinkter Nerv die Fasern aller Sinneszellen eines Bf. gemeinsam ab.

C. Die Funktion der Borstenfelder

Die Lage der Bf. an den Gelenken und die elektrophysiologischen Eigenschaften der einzelnen Borsten berechtigen zweifellos zu der Annahme, daß die Bf. die Stellung der gelenkenden Teile zueinander wahrzunehmen vermögen. Jedoch ist damit die Frage nach ihrer Funktion keineswegs erschöpfend beantwortet. Die Tatsache, daß es Insekten gibt, die anscheinend keine Bf. besitzen (z. B. *Vanessa*), daß es weiter bei Insekten, die Bf. besitzen, Gelenke gibt, die keine Bf. tragen (z. B. das Postpetiolus-Gastergelenk der Myrmiciden), zwingt zu der Annahme, daß die Wahrnehmung der Gelenkstellung auch auf anderem Wege als über die Bf. erfolgen kann (z. B. durch Muskelspannungsrezeptoren), oder, daß die Insekten die Stellung ihrer gelenkenden Teile durchaus nicht immer genau wahrzunehmen brauchen.

Die Stellung gelenkig miteinander verbundener Körperteile kann dem Tier sowohl einen Hinweis auf Kräfte geben, die von innen, z. B. durch aktiven Muskelzug wirken, als auch auf solche, die von außen angreifen. Bf. brauchen daher nicht unbedingt nur Propriozeptoren zu sein, sie können auch exterozeptorische Funktionen erfüllen. Bei Libellen dienen sie als Drehbeschleunigungsrezeptoren. Ob sie auch bei Bienen die gleiche Aufgabe zu erfüllen vermögen, ist nicht entschieden; sicher ist jedoch, daß Bienen mit den Bf. die Richtung der Schwerkraft wahrnehmen. Dieser Befund und die umfangreiche Ausbildung der Bf. bei den flugunfähigen Ameisenarbeiterinnen legen die Annahme nahe, daß die Bf. auch bei Ameisen eine Rolle für die Schwere-rezeption spielen. Bei meinen experimentellen Untersuchungen ging ich daher in erster Linie von dieser Arbeitshypothese aus.

I. Versuchstiere und Methodik

Zur Prüfung dieser Hypothese brauchte ich einen Test, in dem sich die Ameisen mit Sicherheit nach der Schwerkraft orientieren. An diesen schwereorientierten Tieren wurden dann einzelne bis alle Bf. ausgeschaltet.

Als Versuchstiere dienten hauptsächlich Arbeiterinnen von *Formica polyctena* (bestimmt nach GÖSSWALD u. SCHMIDT 1959). Zur Prüfung der Orientierung nach der Schwerkraft wird folgendermaßen vorgegangen: Eine Ameise wird auf eine senkrechte, kreisförmige Scheibe aus angerahtem Glas oder einer Holzfasersplatte, Durchmesser 40 cm, gesetzt. Als Lichtquellen dienen zwei Rotleuchten (Osram 4563), die links und rechts in etwa 1 m Entfernung von der Lauffläche stehen. Es wird gewartet, bis die Tiere einen negativ oder positiv geotaktisch orientierten Lauf zeigen. Besonders gut schwereorientiert sind Fluchtläufe, die man sehr leicht durch Behauchen, kurzes Berühren der Ameise oder schwache Erschütterung der Lauffläche auslösen kann (VOWLES 1954). Wenn die Ameise genau nach oben läuft, wird die Kreisscheibe um 180° gekippt. Normaltiere, die sich in fest geotaktisch orientiertem Lauf befinden, kehren daraufhin stets um und nehmen die alte Laufrichtung nach oben wieder auf. Mit dieser Rückkehr in die alte Laufrichtung nach Kippen oder Verdrehen der Unterlage, die ich Rückdrehreaktion (RDR) nenne, ist die Orientierung nach der Schwerkraft eindeutig bewiesen. Die Beobachtung der RDR erlaubt eine genaue Aussage über die Orientierungsfähigkeit auch dann, wenn der Lauf stark gewunden ist. Bei Normaltieren — die nur geblendet wurden, an denen aber nichts verklebt oder abgeschnitten wurde — sind mühelos 30—40 RDR in einem Lauf zu erhalten. Zur Genauigkeit der RDR s. S. 530.

Läuft eine Ameise geomenotaktisch in einem Winkel zur Schwerkraft, so wird der Lauf nicht gewertet, da, wie VOWLES (1954) fand, Ameisen bei geomenotaktischer Orientierung eine Laufrichtung, die um α° von der Schwerkraft abweicht, mit einer, die um $360-\alpha^\circ$ von der Schwerkraft abweicht, verwechseln. Bei positiv oder negativ geotaktischen Laufrichtungen wird $\alpha = 360-\alpha$, d. h., die Doppeldeutigkeit der möglichen, orientierten Laufrichtungen bei der RDR wird vermieden. Auf der Kreisscheibe sind im Abstand von 10° Radien aufgetragen. Die Laufrichtung des Tieres in bezug auf die Schwerkraft läßt sich an Hand eines Radius ablesen, der an einer außerhalb der Scheibe befindlichen, festen Marke genau senkrecht gestellt wird; auch das Kippen der Scheibe um 180° läßt sich durch Einstellen an der festen Marke genau durchführen. Während es bei diesem Vorgehen sehr leicht zu erkennen ist, ob eine Ameise genau negativ oder positiv geotaktisch läuft, müßte man bei Auswerten der menotaktischen Läufe den Laufwinkel vor und nach dem Kippen genau messen, um sicher zu sein, daß der Lauf schwereorientiert ist. Im übrigen haben alle von mir geprüften Ameisen viel häufiger eine negativ oder positiv geotaktische, als eine geomenotaktische Richtung eingeschlagen — insbesondere, wenn die Tiere durch Ausschaltungsoperationen \pm stark geschädigt waren. Das mag darauf beruhen, daß, wie JÄNDER (1957) gezeigt hat, die positiv oder negativ geotaktische Orientierung eine primär vorhandene Grundorientierung darstellt, der sich die menotaktische Orientierung erst überlagert. Ob Arbeiterinnen von *Formica* positiv oder negativ geotaktisch reagieren, ist davon abhängig, ob sie in Heimkehr oder Anlaufstimmung sind (JÄNDER 1957). Die überwiegende Mehrzahl meiner Ameisen, die ich in Gipsnestern hielt, zeigte negativ geotaktisch orientierte Läufe. Nur schwach geotaktisch gestimmte Tiere werden nach dieser Methode nicht mitbewertet, da sie auf das Kippen hin ihre Laufrichtung in unberechenbarer Weise ändern. Das kommt jedoch fast nur bei nichtgeblendeten Normaltieren, die völlig ungestört sind, vor.

Auf diese Weise läßt sich bei allen untersuchten Hymenopteren die Fähigkeit zur Schwereorientierung prüfen. Beweiskräftig sind dabei alle positiven (orientierten) Befunde. Schwieriger ist die Bewertung der Tiere, die keine RDR zeigen. Sie könnten ja auch in anderer Weise als durch Ausschaltung der Schweresinnesorgane so gestört oder

geschädigt sein, daß sie nicht nach der Schwerkraft orientiert laufen, obwohl sie dazu fähig wären. Versuche mit einer möglichst großen Zahl von Tieren, Abwarten einer längeren Kompensationszeit und verschiedene Kontrollversuche (s. S. 504) ermöglichen es, die negativen Befunde mit großer Sicherheit der gelungenen Ausschaltung der Schwere-sinnesorgane und nicht einer Allgemeinschädigung zuzuschreiben.

Auch jede Möglichkeit der Orientierung nach dem roten Licht muß vermieden werden. Vorversuche ergaben, daß Arbeiterinnen von *Formica polyctena* auf die verwendete rote Lampe zulaufen können, wenn sie ihnen in 50 cm Entfernung auf einer horizontalen Lauffläche als einziges Orientierungsmittel geboten wird. Das ändert sich auch bei abgeschirmter Wärmestrahlung nicht. Auch ABBOT (1927) gibt an, daß *Formica dakotensis* rotes Licht wahrzunehmen vermag. Die symmetrische Anordnung von zwei gleichstarken Rotlampen in 1 m Entfernung von der Lauffläche schließt jedoch diese Orientierungsmöglichkeit fast vollständig aus. Das betrifft zudem nur Tiere, bei denen ich aus besonderen Gründen, um auch ihre Orientierungsfähigkeit nach Licht zu prüfen, auf das Blenden verzichtete. Die überwiegende Mehrzahl der Versuche wurde mit Ameisen durchgeführt, denen mit roter Schellackfarbe sämtliche Augen dicht zugelackt waren und deren sichere Blendung auf folgende Weise geprüft wurde: Auf horizontaler Fläche liefen die Tiere bei starker seitlicher Beleuchtung mit weißem Licht unorientiert. Daß sich die Ameisen nach der Wärmestrahlung der Leuchten orientierten, macht schon der letztbeschriebene Kontrollversuch unwahrscheinlich. Die Möglichkeit wurde aber auch noch in Versuchen ausgeschlossen, in denen die Wärmestrahlen mit einer CuSO_4 -Lösung abgeschirmt waren.

Um die an den Gelenken befindlichen Bf. auf ihre Bedeutung für die Schwererezeption zu prüfen, gibt es für den Verhaltensversuch grundsätzlich zwei Möglichkeiten. Man kann die Bf. (möglichst vollständig) funktionsunfähig machen und dann die Orientierungsfähigkeit der Ameise prüfen; oder man versucht die Bf. so zu reizen, daß die Schwerkraft, nach der sich das Tier orientiert, aus einer anderen Richtung zu wirken scheint, als sie es wirklich tut. Nach letzterer Methode ging VOWLES (1954) vor, indem er z. B. an die Fühler der Ameise Eisen-späne klebte und sie dann in einem Magnetfeld aus ihrer natürlichen Lage ablenkte. Die daraus resultierende Änderung der Orientierungs-richtung wertete er als Hinweis darauf, daß an den Fühlern die Schwererezeptoren liegen, die durch die Auslenkung der Fühler gereizt wurden. Diese Methode ist jedoch nur dann zulässig, wenn feststeht, daß nicht auch andere Kräfte als die Schwerkraft normalerweise eine Auslenkung der Fühler bewirken; sonst ist nicht zu entscheiden, ob das Tier durch die Ablenkung der Fühler im Magnetfeld eine „Pseudo-schwereorientierung“ zeigt oder aber sich nach einer scheinbaren anderen mechanischen Kraft orientiert. Diese Bedingung ist vor allem bei den Fühlern nicht erfüllt. Wie auf S. 538 ausführlich dargestellt wird, nehmen die Ameisen auch die Richtung von *Luftströmungen* durch die Ablenkung der Fühler wahr und orientieren sich mit ihrer Hilfe danach. Eine Richtungsänderung nach magnetischer Ablenkung der Fühler

besagt also durchaus noch nicht, daß Rezeptoren an den Fühlergelenken zur Wahrnehmung der Schwerkraft dienen müssen.

Aus diesem Grunde bediente ich mich stets der erstgenannten Methode zur Untersuchung der Funktion der Bf. Zur Ausschaltung der Bf. entfernte ich entweder die die Bf. tragenden Gelenkteile — dies ist möglich bei Fühler-, Petiolus- und Gasterborstenfeldern —; oder ich machte ein Funktionieren der Bf. dadurch unmöglich, daß ich die gegeneinander gelenkenden Teile festlegte. Dazu wurden sie mit Klebwachs, einer Mischung aus Bienenwachs und Kollophonium (etwa 3:1), mit einem Thermokauter verklebt. Das Verkleben ist bei allen Bf.-tragenden Gelenken, außer den Coxa-Trochantergelenken möglich; verklebt man auch die letzteren, dann sind die Tiere lauffähig. Die Ameisen wurden zur Verklebung nicht betäubt, da sie jede Narkose, selbst die mit CO_2 , nur schlecht ertragen (WEIR 1957, RIBBANDS 1950, eigene Versuche). Daß die Gelenke wirklich festlagen, wurde in oft wiederholten Stichproben unter dem Binokular bei 100facher Vergrößerung überprüft. In einem Fall wurde ein Bf. durch Abbrennen der Borsten ausgeschaltet (s. S. 509).

Da mit dieser Methode nicht nur die Bf., sondern auch andere, möglicherweise die Gelenkstellung kontrollierende Sinnesorgane funktionsuntüchtig gemacht werden, muß gezeigt werden, daß wirklich die Bf. die ausschlaggebenden Rezeptoren für die Gelenkstellung darstellen. Zu dieser Frage unternommene Versuche s. S. 508.

Bei schrittweiser Ausschaltung der fünf Gelenksysteme an Fühlern, Hals, Petiolus, Gaster und Coxen sind zahlreiche Ausschaltungskombinationen möglich, die ich alle untersuchte. Die Ameisen ertragen diese Behandlungen erstaunlich gut. Selbst bei Festlegen aller, außer den Beingelenken, laufen die Tiere noch — in Einzelfällen bis zu 14 Tagen, auch wenn sie keine Nahrung zu sich nehmen. Das Abschneiden der Fühler, von dem VOWLES meinte, es schädige die Ameisen zu sehr, wird leicht ertragen. Immer, wenn noch einige Tiere orientiert laufen, ist eine Orientierungsfähigkeit bei dieser Art der Ausschaltung bewiesen. Nur wenn bei einer Ausschaltungskombination unter sehr vielen Tieren gar keines mehr orientiert läuft, ist, nach Anwendung der zu beschreibenden Kontrollen, auf Orientierungsunfähigkeit, d. h. auf gelungene Ausschaltung aller oder wenigstens der wichtigsten Schweresinnesorgane zu schließen.

II. Qualitative Ergebnisse der Ausschaltung von Borstenfeldern

In Tabelle 4 (S. 506) sind die untersuchten Ausschaltungskombinationen und ihre Auswirkungen auf die Schwereorientierung aufgeführt. Um die ausgeschalteten und die funktionsfähigen Gelenke prägnant bezeichnen zu können, werden dabei, wie auch in den folgenden Kapiteln, folgende Abkürzungen für die Gelenke gebraucht (Abb. 29):

F = Gelenke beider Fühler ($1/2$ F = Gelenke eines Fühlers), H = Halsgelenk, P = Thorax-Petiolusgelenk, G = Petiolus-Gastergelenk, C = Thorax-Coxalgelenke aller drei Beinpaare = C_{123} .

Da die Trochantergelenke nicht ausschaltbar sind, ohne daß die Ameisen ihr Laufvermögen verlieren, werden sie bei den Abkürzungen der Ausschaltungsarten weggelassen. Ist einer der die Gelenke bezeichnenden Buchstaben eingeklammert, so ist das betreffende Gelenk festgelegt oder durch Abschneiden eines Gelenkteils funktionsunfähig gemacht, d. h. seine Bf. sind ausgeschaltet. Um bei Gelenken, die sich sowohl festlegen, als auch durch Abschneiden ausschalten lassen, diese beiden Möglichkeiten getrennt anzuzeigen, bedeutet das einfache Einklammern (P, G), daß abgeschnitten, ein Einklammern und Unterstreichen ($\underline{P, G}$), daß fest-



Abb. 29. *Formica polyclena*. An den Borstenfelder tragenden Gelenken sind in Kästchen die für diese Gelenke verwendeten Abkürzungen eingetragen, (s. S. 504)

geklebt wurde. Da kein Unterschied zwischen der Wirkung des Abschneidens und des Festlegens der Fühler besteht, werden beide Möglichkeiten unter (F) geführt. Bei $C_{(1)23}$ sind nur die Procoxalgelenke, bei $C_{1(23)}$ dementsprechend Meso- und Metacoxalgelenke festgelegt. Die letzteren sind nicht unabhängig voneinander ausschaltbar, da sie zu nahe beisammen liegen.

Zeigen Ameisen einer Ausschaltungskombination während der 5—15 min dauernden Beobachtung wenigstens einmal einen orientierten Lauf mit mindestens 5 RDR, so ist die Orientierungsfähigkeit (+) der Ameisen bei einer solchen Ausschaltung nachgewiesen. Es kommt bei Ausschaltung von mehreren Gelenken vor, daß zwar die Mehrzahl der Versuchstiere orientierungsfähig ist, einzelne aber während der ganzen Beobachtungszeit keine RDR zeigen: trotzdem ist damit gezeigt, daß diese Art der Ausschaltung eine Orientierungsfähigkeit nicht verhindert; der Ausschaltungstyp ist als orientierungsfähig zu werten. Durch vorsichtiges Verkleben läßt sich auch das Auftreten solcher Tiere fast ganz vermeiden [Ausnahme: (FHPG)C, s. Tabelle 4].

In der Regel wurde nach der Ausschaltung bis zur Prüfung auf Schwereorientierungsfähigkeit eine Stunde gewartet, um die erste Erregung des Tieres abklingen zu lassen. Genauere Angaben über das erste Auftreten der Orientierungsfähigkeit nach der Ausschaltung s. Abb. 40.

Kontrollen. Um festzustellen, ob Tiere einer Ausschaltungskombination, die unorientiert laufen, wirklich orientierungsunfähig oder nur durch die Ausschaltung allgemein zu stark geschädigt sind, wurden folgende Kontrollversuche unternommen:

a) Es wurde geprüft, ob Ameisen, die bei rotem Licht auf der vertikalen Unterlage unorientiert laufen, auf der Vertikalen zu einer Orientierung nach weißem Licht fähig sind. Fällt dieser Versuch positiv aus,

so können durch die Ausschaltung weder die Lauffähigkeit noch nervöse Instanzen so stark in Mitleidenschaft gezogen worden sein, daß kein orientierter Lauf mehr möglich wäre. Die Orientierungsunfähigkeit der gleichen Ameisen bei Rotlicht muß also auf einer Ausschaltung der Schweresinnesorgane beruhen. Der Versuch wurde mit einigen Exemplaren von (FHPG) C_1 (23), (FHPGC), (FHPGC) und (FHPGC) (BfG abgesengt, s. S. 509) durchgeführt: Sie konnten sich auf der senkrechten Lauffläche nach dem Licht orientieren.

b) Um zu zeigen, daß es nicht die beträchtliche Menge Klebwachs ist, die die unorientierten Tiere an ihrer Orientierung hindert, wurde bei Kontrolltieren Klebwachs an allen Gebieten des Körpers, in deren Nähe es bei dem Festlegen der Gelenke kommt, jedoch ohne die Gelenke zu blockieren angebracht: Die geblendeten Ameisen liefen tadellos orientiert. Dasselbe beweist auch der Vergleich von F(HPGC) = orientiert und (FHPGC) = unorientiert; bei Abschneiden der Fühler ändert sich die Wachsbelastung der Tiere überhaupt nicht; trotzdem laufen sie, wenn ihnen die Fühler auch noch abgeschnitten werden, unorientiert.

Laufen alle Versuchstiere einer Ausschaltungskombination unorientiert, so sind sie also wirklich unfähig, die Schwerkraft zu rezipieren.

Die wichtigsten Ergebnisse. a) Arbeiterinnen von *Formica*, bei denen wenigstens noch eines der fünf Gelenksysteme F, H, P, G, C frei ist, sind nach kurzer Zeit, meist schon nach höchstens 1 Std fähig, sich nach der Schwerkraft zu orientieren. Voraussetzung ist, daß die anderen Gelenke möglichst in oder nahe der Normalstellung verklebt werden (Ausnahme: F; s. S. 535). Von den Coxalgelenken genügen die der Mittel- und Hinterbeine zur Schwereorientierung, nicht aber die der Vorderbeine. Die Gelenke eines Fühlers reichen zur Schwereorientierung aus. Die Bf. der Trochanteren genügen nicht zur Schwereorientierung.

b) Wird der Kopf nur leicht schief um die Körperhochachse verdreht festgelegt, so ist eine Schwereorientierung schon nach 1 Std möglich. Bei der Honigbiene ist das nach LINDAUER u. NEDEL (1959) nicht möglich. Vielleicht wurde dabei keine ausreichende Kompensationszeit abgewartet. Die übrigen Ergebnisse der Schiefverklebungen werden auf S. 533 zusammen mit Kompensationserscheinungen besprochen.

c) Abschneiden des Gasters wirkt genauso wie das Abschneiden von Gaster + Petiolus. Der kleine Petiolus ist also, wenn das normale Gastergewicht ihn nicht belastet, unfähig, mit seinen Bf. etwas zur Schwererezeption beizutragen. Aus diesem Grunde wurden die Kombinationen (F)HP(G)C, F(H)P(G)C, FHP(GC) und F(H)P(GC) nicht untersucht, da sie denen entsprechen, bei denen der Petiolus mit abgeschnitten wurde. Werden Petiolus und Gaster abgeschnitten, so laufen die Versuchstiere solange schwereorientiert, als von den anderen Gelenk-

Tabelle 4. Auf ihre Schwereorientierungsfähigkeit geprüfte Ausschaltungskombinationen von *Formica polyctena*.

Angegeben sind die Bezeichnungen der Ausschaltungsarten (s. S. 504), die Zahl *n* der untersuchten Tiere, die Fähigkeit (+) oder Unfähigkeit (—), sich nach der Schwerkraft zu orientieren, die Wartezeit, die zwischen Ausschaltung und Eintreten der Orientierungsfähigkeit verstreicht (bei Unorientierten: Zeit zwischen Ausschaltung und Prüfung) und ergänzende Bemerkungen.

Bezeichnung	n	Orien- tierungs- fähigkeit	Wartezeit Std	Bemerkungen
FHPGC	30	+	—	Normaltiere
(F)HPCG	40	+	wenige min	Genauso: (E)HPCG; bei (F) wurden die Scapusstummel festgelegt
F(H)PGC	35	+	$\frac{1}{4}$	Kopf gerade festgelegt
F(H)PGC	10	+	1	Kopf leicht schief festgelegt
F(H)PGC	10	—	1	Kopf sehr schief festgelegt
F(H)PGC	7	+	24	Kopf sehr schief festgelegt [s. auch (FH)PGC]
FH(P)GC	30	+	1	
FHP(G)C	24	+	1	
FHP(G)C	8	+	$\frac{1}{4}$	Fast gleich: FH(PG)C
FHP(G)C	6	+	1	Borsten abgesengt
FHPG(C)	21	+	1	
(FH)PGC	30	+	1	Kopf gerade festgelegt
(FH)PGC	10	—	1	Kopf sehr schief festgelegt
(FH)PGC	11	+	24	Kopf sehr schief festgelegt
(F)H(P)GC	10	+	1	
(F)HP(G)C	10	+	1	
(F)HP(G)C				Fast gleich: (F)H(PG)C, s. dort
(F)HPG(C)	12	+	1	
F(HP)GC	10	+	1	
F(H)P(G)C	11	+	1	
F(H)P(G)C				Fast gleich: F(HPG)C, s. dort
F(H)PG(C)	15	+	1	
FH(PG)C	10	+	1	
FH(PG)C	5	+	1	Hinterleib stark zur Seite gebogen festgelegt
FH(PG)C	27	+	$\frac{1}{4}$	
FH(P)G(C)	10	+	1	
FHP(GC)	11	+	1	
FHP(GC)				Fast gleich: FH(PGC), s. dort
(FHP)GC	10	+	1	
(FH)P(G)C	10	+	1	
(FH)P(G)C	5	—	1	Fast gleich: (FHPG)C, s. dort
(FH)PG(C)	14	+	1	
(F)H(PG)C	10	+	1	
(F)H(PG)C	25	+	$\frac{1}{4}$	
(F)H(P)G(C)	10	+	1	
(F)HP(GC)	8	+	1	
(F)HP(GC)				Fast gleich: (F)H(PGC), s. dort
F(HPG)C	10	+	1	Oft schnelles Fühlerkreisen
F(HPG)C	20	+	(H) 1, (PG) $\frac{1}{4}$	Fühler meist steif gehalten
F(HP)G(C)	16	+	1	Oft schnelles Fühlerkreisen
F(H)P(GC)	10	+	1	Manchmal Fühlerkreisen
F(H)P(GC)				Fast gleich: F(HPGC), s. dort
FH(PGC)	10	+	1	Oft schnelles Fühlerkreisen

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Bezeichnung	n	Orien- tierungs- fähigkeit	Wartezeit Std	Bemerkungen
FH(PGC)	10	+	(C) 1, (PG) $\frac{1}{4}$	
(FHPG)C	53	+	1	Kopf und Abdomen gerade festgelegt. Erst bei stärkerer Verdrehung (fast 90°) RDR. Bei transversalem Stand obere Beine gedehnt. Erste RDR nach 48 min
(FHPG)C	10	—	(FH) 18, (PG) $\frac{1}{4}$	Kopf und Abdomen gerade festgelegt
(FHPG)C	10	—	1	Kopf und Abdomen gleichsinnig ver- dreht festgelegt
(FHPG)C	5	—	24	Kopf und Abdomen gleichsinnig ver- dreht festgelegt
(FHPG)C	5	—	48	Kopf und Abdomen gleichsinnig fest- dreht festgelegt
(FHPG)C	10	+	6	Kopf und Abdomen gegensinnig ver- dreht festgelegt
(FHPG)C ₍₁₎₂₃	20	+	1	
(FHPG)C ₁₍₂₃₎	15	—	40	Phototaxis auf Vertikaler ungestört
(FHPG)C	100	+	(FH) 15, (PG) $\frac{1}{4}$	Von 100 Tieren nur 23 orientierungs- fähig. Bei Unorientierten Photo- taxis ungestört
(FHP)G(C)	23	+	1	
(FHPGC)	43	—	48	BfG abgesengt. Phototaxis ungestört, s. auch (FHPGC)
(FH)P(GC)	23	+	1	
(FH)P(GC)	3	+	1	
(FH)P(GC)	5	—	(FHC) 24, (G) $\frac{1}{4}$	Fast gleich: (FHPGC)
(F)H(PGC)	10	+	1	
(F)H(PGC)	5	+	(FC) 1, (PG) $\frac{1}{4}$	Dreimal nach Kippen Annehmen der neuen Richtung
F(HPGC)	13	+	1	Oft schnelles Fühlerkreisen
$\frac{1}{2}$ F(HPGC)	30	+	1	Anfangs Manegebewegungen, meist zur verletzten Seite. Fühlerkreisen. Ein oder zwei freie Scapus- bzw. ein oder zwei freie Pedicellusgelenke genügen nicht
F(HPGC)	10	+	(HC) 1, (PG) $\frac{1}{4}$	Sechsmal nach Kippen Annehmen der neuen Richtung
(FHPGC)	32	—	48	Phototaxis ungestört
(FHPGC)	43	—	48	BfG abgesengt; Phototaxis ungestört
(FHPGC)	24	—	(FHC) 48, (PG) $\frac{1}{4}$	Phototaxis ungestört

systemen F, H, C wenigstens noch eines frei ist. Die eingehende Analyse dieser Ergebnisse erfolgt bei der Besprechung der Kompensation (s. S. 531).

d) Dauernd unorientiert sind von den Ameisen mit in Normalstellung verklebten bzw. abgeschnittenen Gelenken alle, die keines der fünf Bf.-tragenden Gelenksysteme F, H, P, G, C mehr frei haben, solche

mit nur mehr freien Procoxalgelenken und Versuchstiere, deren Fühler, Hals und Coxen festgelegt und deren Hinterleib abgeschnitten wurde.

Die Ergebnisse der Versuche mit abgesengtem BfG werden im nächsten Abschnitt besprochen.

Damit sich also die Arbeiterinnen von *Formica polyctena* nach der Schwerkraft orientieren können, muß mindestens eines der fünf Gelenksysteme an Fühlern, Hals, Petiolus, Gaster und Coxen frei und beweglich sein. Das sind Gelenke, die zur Kontrolle ihrer Stellung Bf. tragen. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß es die Bf. sind, die der Schwere-rezeption dienen.

Rezeptoren an den Fühlergelenken sind zweifelsohne ebenfalls zur Schwere-rezeption befähigt. Jedoch sind sie auf keinen Fall die einzigen oder auch nur die wichtigsten Schweresinnesorgane der Ameisen.

III. Sind Spannungsrezeptoren der an den Gelenken angreifenden Muskulatur die Schwererezeptoren?

Die bis jetzt mitgeteilten Ergebnisse besagen eigentlich nur, daß die Schwererezeptoren von *Formica* an den Fühler-, Hals-, Petiolus-, Gaster- und Coxengelenken liegen. Es ist aber nicht zwingend bewiesen, daß nicht außer den Bf. auch andere an den Gelenken gelegene Rezeptoren deren Stellung wahrnehmen.

Für die Fühlergelenke ist es sogar ziemlich sicher, daß das Johnstonsche Organ Abbiegungen der Geißel gegen den Pedicellus und damit auch den Fühlerschaft rezipiert. Experimentell konnte ich das Johnstonsche Organ nicht getrennt von den BfPp. untersuchen. Es genügt allerdings für die Schwererezeption nicht, daß das Gelenk zwischen Scapus und Geißel frei ist, wenn daneben das Gelenk zwischen Scapus und Kopf blockiert ist. Zur Schwererezeption muß also das Scapugelenk hinzukommen. Andererseits genügt auch dieses allein nicht zur Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung; die Rezeptoren zwischen Schaft und Geißel müssen auch intakt sein. Und von diesen letzteren Rezeptoren scheint mir das Johnstonsche Organ sehr viel wichtiger zu sein, als die wenigen Borsten des BfPp. Soweit die Fühler.

Für die Gelenke H, P, G, C kommen außer den Bf. für die Kontrolle der Gelenkstellung nur Spannungsrezeptoren in den an den Gelenken ansetzenden Muskeln in Frage, was z. B. BARNES (1929, 1930) angenommen hat. Daß Spannungsrezeptoren bei Insekten vorkommen, bewiesen LOWENSTEIN u. FINLAYSON (1955, 1958) an Lepidopteren-raupen. Um zu prüfen, ob Spannungsrezeptoren bei der Schwere-rezeption eine Rolle spielen, sind zwei Wege gangbar:

Erstens kann man versuchen, die Bf. eines Gelenkes auszuschalten ohne die Beweglichkeit des Gelenkes zu beeinträchtigen oder etwaige Spannungsrezeptoren der Muskeln zu schädigen.

Dazu könnte man z. B. den vom Bf. abführenden Nerven durchtrennen, wie es LINDAUER u. NEDEL beim Nackenorgan der Honigbiene gelungen ist. Das ist aber bei *Formica* nicht möglich, da die Gelenkhäute in Nähe der Bf. vom Skelet

zu gut abgedeckt sind. Auch die Borsten abzurasierern ist mir an der lebenden Ameise nicht befriedigend gelungen.

Jedoch war es möglich die Borsten des BfG — das als einziges leicht zugänglich ist —, mit einer erhitzten Nadel abzusengen. An den später abgetöteten Tieren wurde unter dem Binokular kontrolliert, daß wirklich alle Borsten entfernt waren.

Zweitens kann man freibewegliche Gelenke, die keine Bf. besitzen, auf ihre Fähigkeit, einen schwereorientierten Lauf zu steuern, untersuchen. Hierbei kann schon der Befund verwertet werden, daß die distalen Beingelenke, die bei den orientierungsunfähigen (FHPGC) noch frei sind, zwar von Muskeln bewegt werden, jedoch außer den sehr spärlich ausgebildeten Trochanterfeldern keine Bf. besitzen. Sollten in diesen Muskeln Spannungsrezeptoren liegen, so können sie für die Schwereorientierung von keiner großen Bedeutung sein. Bei Myrmiciden ist außerdem, wie auf S. 492 besprochen wurde, zwischen Postpetiolus und Gaster ein freibewegliches Gelenk vorhanden, an dem zwar Muskeln ansetzen, das aber keine Bf. trägt. Damit sind die geforderten Voraussetzungen geschaffen und man kann an Myrmiciden prüfen, ob dieses Bf.-freie Gelenk zur Schwereorientierung dienen kann.

a) Absengen des BfG von *Formica* [Abkürzung: (\bar{G}).] FHP(\bar{G})C: Nur das BfG ist abgesengt; die Versuchstiere laufen sofort tadellos orientiert; ihr Gaster ist aktiv normal beweglich.

(FHP)G(C): Die Ameisen laufen nach 1 Std orientiert.

(FHPGC): Versuchstieren, die nach dem Verkleben von F, H, P, C orientiert liefen, wurde das BfG abgesengt und sie wurden bis zu 48 Std nach dem Absengen auf ihre Orientierungsfähigkeit geprüft: Alle 43 Tiere blieben unorientiert.

(FHP)(\bar{G} C): Ameisen dieser Ausschaltungsart laufen sofort tadellos orientiert. Das Absengen des BfG, das sich sehr nahe an P abspielt, schädigt dessen Funktion also nicht.

Wird mit der heißen Nadel in der Nähe des BfG längere Zeit das Skelet berührt, ohne aber die Borsten zu verbrennen, so laufen die Tiere orientiert wie Unbehandelte. Das wurde am Ausschaltungstyp (FHP)G(C) geprüft.

b) Versuche mit *Messor barbarus* (Myrmicidae). Diese Ameisen stammen aus der Nähe von Granada, Spanien; sie wurden für die Versuche geblendet. Pp: Postpetiolus-Gastergelenk.

FHPGPpC: Normaltiere laufen tadellos schwereorientiert.

(FH)P(GPpC): Schwereorientierungsfähig nach $\frac{1}{2}$ Std ($n = 5$).

(FHP)GPp(C): Schwereorientierungsfähig nach 5 Std ($n = 10$).

(FHPGPpC): Auch nach 24 Std nicht orientierungsfähig ($n = 15$).

(FHPG)Pp(C): Bleibt nur noch das Postpetiolusgelenk frei, das kein Bf. trägt, so laufen die Versuchstiere bis zu 48 Std nach der Verklebung unorientiert ($n = 28$).

Das Ergebnis dieser zwei Versuchsreihen ist, daß Gelenke, deren Bf. abgesengt wurden oder die von vorneherein keine Bf. tragen, nicht zur Schwereorientierung dienen können. Die Bf. sind also für die Schwere-rezeption nötig.

Es kann sein, daß auch Spannungsrezeptoren der Muskeln, soweit sie vorhanden sind, bei der Schwererezeption mitwirken. Allein genügen sie dafür keinesfalls. Das bestätigt auch noch der auf S. 509 beschriebene Vergleich der Fühler von *Messor* und *Formica*, die sich nicht in der ansetzenden Muskulatur, wohl aber in der Anlage der Bf. und, wie zu zeigen sein wird, auch in der Leistungsfähigkeit für die Schwereorientierung unterscheiden.

Wenn auch das Primitiv der Bf. für die Schwererezeption damit erwiesen ist, so sei doch noch einmal darauf aufmerksam gemacht, daß es nicht ausgeschlossen ist, daß außer dem Johnstonischen Organ und Muskelspannungsrezeptoren, die schon erwähnt wurden, auch noch andere Sensillen bei der Kontrolle der Gelenkstellung mitwirken. Dafür kämen vielleicht *Sensilla campaniformia* in Frage, die sich bei *Formica* an den Trochanteren und den Femora befinden. Jedoch ist ihr Beitrag zur Schwererezeption sicher unbedeutend, da sie bei den Tieren der Ausschaltungsart (FHPGC) nicht ausgeschaltet, die Ameisen aber trotzdem nicht orientierungsfähig sind.

IV. Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der einzelnen Gelenke für die Schwereorientierung

Nachdem nun gezeigt ist, daß die Bf. an den Gelenken bei *Formica* der Schwererezeption dienen, interessiert weiter die Frage, welches Gewicht den einzelnen Gelenken (Bf.-Systemen) bei der Gesamtorientierungsleistung des Tieres zukommt. Dazu ist es nötig, Methoden zu entwickeln, die es gestatten, die Orientierungsleistung von Normaltieren mit der von Tieren verschiedenen Ausschaltungsgrades quantitativ zu vergleichen. Da es weiterhin durchaus möglich ist, daß die einzelnen Systeme verschieden stark rezeptorisch tätig sind, je nachdem, ob die Ameise an einer senkrechten Fläche oder auf einer schiefen Ebene geringen Neigungswinkels läuft, müssen die angewandten Methoden auch zwischen diesen zwei Möglichkeiten zu unterscheiden erlauben. Es bieten sich unter Beachtung dieser Voraussetzungen folgende Methoden für eine quantitative Untersuchung der Bedeutung der Gelenke für die Schwereorientierung an:

1. Die Bestimmung des Neigungswinkels einer schiefen Ebene, bei dem die Tiere gerade noch nach der Schwerkraft orientiert laufen können.
2. Das Ausmessen der Spurenlänge (s. S. 513) von Tieren verschiedenen Ausschaltungsgrades, die auf einer senkrechten Unterlage nach der Schwerkraft orientiert laufen.

Diese Methoden sind zusammen gut geeignet, die extremen Leistungen der beiden obengenannten Teilfunktionen der Schwereorientierung zu erfassen.

Bei zwei Ausschaltungstypen — FHPGC und F(HPGC) — wurden auch die Spurenlängen auf der Vertikalen mit denen auf der schiefen Ebene geringer Neigung verglichen (s. S. 519).

1. Die Bestimmung des Grenzwinkels der Orientierungsfähigkeit auf der schiefen Ebene

Auf einer Unterlage, die verschieden steil gestellt werden kann, liegt eine Kreisscheibe, die um ihre senkrechte Achse verdrehbar ist (Abb. 30). Der Winkel ε , um den die Lauffläche über die Horizontale

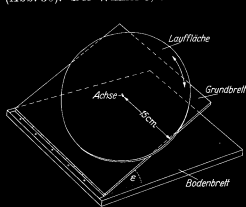


Abb. 30

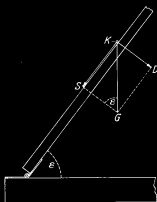


Abb. 31

Abb. 30. Versuchsanordnung für die Grenzwinkelbestimmungen auf der schiefen Ebene, schematisch. Die Neigung ε des Grundbrettes über dem horizontalen Bodenbrett ist von 0° bis 90° verstellbar. Auf dem Grundbrett liegt als Lauffläche für die Ameisen eine Kreisscheibe, die um die angegebene Achse nach rechts und links verdreht werden kann

Abb. 31. Erklärung der am Körper K auf einer schiefen Ebene angreifenden Kräfte (s. S. 512). G Gewicht von K; S, D Kräftekomponenten des Gewichtes. ε Neigungswinkel der schiefen Ebene

geneigt ist, wird auf $1/2^\circ$ genau abgelesen. Die Ameisen verschiedener Ausschaltungsart werden bei senkrechter Stellung der Lauffläche ($\varepsilon = 90^\circ$) auf die Kreisscheibe gesetzt und es wird gewartet, bis ein schwereorientierter Lauf eintritt. Die Tiere sind stets geblendet. Während das Versuchstier orientiert nach oben läuft, wird die Lauffläche gesenkt und die Kreisscheibe verdreht: Das orientierte Tier zeigt eine RDR in die alte Richtung nach oben.

Senkt man, auf diese Weise die Schwereorientierung kontrollierend, die Scheibe immer weiter, so gelangt man zu einem Grenzwinkel ε_0 , von dem ab man bei weiterem Senken der Lauffläche keinen geradlinigen Lauf und keine RDR mehr erhält. Die Ameise kann eine geringer als ε_0° geneigte Fläche nicht mehr von der Horizontalen unterscheiden. Es ist zu vermuten, daß ε_0 um so kleiner ist, je mehr Gelenke an einem Tier funktionsfähig sind. ε_0 kann als Maß für die Fähigkeit der freien

Gelenke verwendet werden, bei geringem Scherungsanteil der Schwerkraft die Richtung, in der diese Scherkraft wirkt, noch erkennen zu können.

Auf der schiefen Ebene übt ein Körper vom Gewicht G eine Kraft aus, die sich in eine senkrecht zur Ebene gerichtete Druckkomponente D und eine Scherungskomponente S zerlegen läßt, die parallel zur Ebene wirkt (Abb. 31). Dabei ist S dem Sinus des Neigungswinkels ε der Ebene proportional. Zum Erkennen einer bestimmten Richtung im Schwerefeld ist für die Ameisen sicherlich vor allem die Asymmetrie der Bf.-Reizung wichtig, die dadurch zustande kommt, daß die Scherkraft die beweglichen Körperteile verlagert. Nur bei genau positiv oder negativ geotaktischer Einstellung des Tieres hat sie auch — je nach dem Steilheitsgrad der schiefen Ebene — verschieden starke symmetrische Verlagerungen der Körperteile gegenüber ihrer Lage an einem Tier, das auf horizontaler Unterlage steht, zur Folge. Diese Auswirkungen der Scherkraft müssen um so geringer sein, je flacher die Lauffläche steht, da $S \sim \sin \varepsilon$ ist.

Alle Tiere, bei denen Verklebungen oder andere Operationen vorgenommen wurden, wurden grundsätzlich 24 Std nach diesen Operationen geprüft; zu dieser Zeit ist die Kompensation von Operationsschäden abgeschlossen (s. S. 531). Als einzige Ausnahme wurde FH(PG)C nach nur 3 Std Wartezeit geprüft, da nur sehr wenige Tiere länger leben; ganz selten konnte diese Ausschaltungskombination nach 24 Std getestet werden. Außerdem wurden einige Dauerbeobachtungen von der Operation ab durchgeführt, die gesondert beschrieben werden (s. S. 532).

Für jede Ausschaltungskombination wurden meist 20 Tiere auf ihre Grenzwinkel hin geprüft. Die statistisch gegeneinander gesicherten Mittelwerte der 20 Grenzwinkel wurden dann verglichen.

Die statistische Sicherung erfolgte mit dem t -Test nach PÄTAU (1943)¹.

Die Ergebnisse der Grenzwinkelbestimmung (Tabelle 5) werden gemeinsam mit den Ergebnissen der Spurenvermessung auf S. 514 beschrieben.

2. Spurenvermessung von Tieren verschiedenen Ausschaltungsgrades, die auf der vertikalen Lauffläche laufen

Läßt man die Versuchstiere auf einer Unterlage aus Filtrierpapier, das über eine Holzfaserscheibe gespannt ist, laufen, so kann ihre Spur aufgezeichnet werden, indem man ihnen vorsichtig mit dem Bleistift folgt. Diese Methode ist der überlegen, bei der die Ameise ihre Spur auf einer mit Lycopodiumpulver bestreuten Fläche hinterläßt, da sie, nachdem man sie auf das Laufbrett gesetzt hat, meist einige Zeit umherkreist, ehe sie einen orientierten Lauf aufnimmt. Auf der Lycopodiumfläche entsteht dabei ein verschlungenes Spurenmuster, dessen genaue

¹ Verwendete Formeln:

$$t = \frac{(\bar{x} - \bar{y})}{s_D} = \frac{D}{s_D}; \quad s_D^2 = \frac{(x - \bar{x})^2 + (y - \bar{y})^2}{n + l - 2} \left(\frac{1}{n} + \frac{1}{l} \right);$$

D Differenz der Mittelwerte \bar{x} und \bar{y} , s_D mittlere Abweichung von D ; n und l Zahl der Meßwerte der Stichproben. Für $P < 0,0027$ ist die Differenz als gut gesichert angenommen.

Für seinen Rat bei der statistischen Bearbeitung der Ergebnisse danke ich Herrn Dr. D. BIERLEIN, Math. Inst. Univ. München.

Rekonstruktion nicht immer möglich ist. Mit dem Bleistift folgt man von vorneherein nur dann, wenn das Tier eindeutig schwereorientiert läuft.

Um die Ameise im Lauf nicht zu stören, muß der Bleistift möglichst sacht über das Papier gleiten. Schwierig ist das Vermeiden der Störung nur bei Normaltieren und einfachen Ausschaltungskombinationen, bei denen die Fühler frei bleiben. Höchstwahrscheinlich wird zwar das Folgen des Bleistiftes mit dem feinen Erschütterungssinn über die Subgenualorgane wahrgenommen, jedoch reagieren nur Ameisen mit unbeschädigten Fühlern darauf mit Unterbrechen des Laufes und Angriff. Fühlerlose Tiere fliehen verstärkt und Fluchtläufe sind stets sehr genau nach der Schwerkraft orientiert — sofern eine Lichtorientierung unmöglich ist; dies beschreibt auch VOWLES (1954) bei *Myrmica*. Mit einiger Geduld gelingt es auch bei Normaltieren schwereorientierte Fluchtläufe abzuwarten, die so heftig verlaufen, daß auch der dem Tier in etwa 2—3 cm Entfernung folgende Stift nicht stört. Ein eventueller Störeffekt konnte nur außerordentlich gering sein, denn die — störungsempfindlichsten — Normaltiere durchlaufen 100 mm der mittleren Laufrichtung im Mittel mit 104 mm (1) Spurlänge (s. unten). Wenn also durch die Störung, die das Nachzeichnen verursachte, die Spur länger geworden war, so kann der bewirkte Störeffekt höchstens 1—2% betragen, was beinahe innerhalb der Fehlergrenzen liegt.

Daß eine geringere Flucht tendenz der Versuchstiere höheren Ausschaltungsgrades deren Spuren gewundener werden läßt, ist unwahrscheinlich, da auch völlig ungestört laufende Normaltiere sehr gerade, durch Berührung stark gestörte Ameisen höheren Ausschaltungsgrades aber trotzdem sehr gewunden laufen. Weitere Argumente gegen diese Möglichkeit s. S. 518.

Beim Nachzeichnen nicht vermeidbare Abweichungen von der wirklichen Laufspur haben zufallsmäßig einmal etwas zu lange, das andere Mal etwas zu kurze Spurstücke zur Folge und heben sich deshalb gewiß weitgehend auf.

Aufgezeichnet werden stets negativ geotaktische Läufe von Tieren, die 24 Std nach den Ausschaltungsoperationen geprüft werden. Besonderen Zwecken dienende Ausnahmen sind eigens gekennzeichnet. Nachdem dem orientiert laufenden Tier eine Weile nachgezeichnet wurde, wird wiederholt die Lauffläche gekippt und die RDR werden kontinuierlich aufgezeichnet. Daraus läßt sich die Genauigkeit der RDR ablesen, was bei Normaltieren ausgewertet wurde (s. S. 530).

Vorausgesetzt, daß alle Gelenke betätigt werden, sollte die Spur um so gerader sein, je mehr Gelenke frei sind, denn um so leichter müßte die Ameise Abweichungen von der „beabsichtigten“ Richtung wahrnehmen. Mit zunehmender Zahl der ausgeschalteten Gelenke kann sowohl die Zahl der Abweichungen von der Hauptrichtung, als auch der Grad der jeweiligen Abweichung zunehmen. Ein gemeinsames



Abb. 32. Zwei Aufzeichnungen der Laufspuren von Arbeiterinnen von *Formica polydora*. FHPGC Normaltier; (FH)PGC Tier, dessen Hals- und Fühlergelenke festgelegt sind. Gestrichelt sind die Linien angegeben, die die stärksten Abweichungen von der Hauptrichtung des Laufes verbinden. Die zwischen diesen beiden Linien in der Mitte verlaufende, dritte Linie gibt die mittlere Laufrichtung an. Verkl. 1:3

Maß für beide Erscheinungen gibt die Länge der Spur für eine Längeneinheit der mittleren Laufrichtung.

Als mittlere Laufrichtung definiere ich die Mittellinie zwischen den, die äußersten Abweichungen von der beobachtbaren Hauptlaufrichtung verbindenden Geraden (Abb. 32). Die Hauptlaufrichtung ist immer dadurch vorgegeben, daß ich nur von solchen Läufen die Spuren aufzeichne, die eindeutig negativ geotaktisch orientiert sind. Fälle, in denen es unklar ist, ob das Tier nur von der — eigentlich angestrebten — negativ geotaktischen Richtung abwich, oder eine neue Einstellung der Laufrichtung zur Schwerkraft vollzog, wurden nicht gewertet. Als Längeneinheit der mittleren Laufrichtung wählte ich 100 mm. Die Spur-länge wurde mit einem Kurvenmesser mit einer ungefähren Genauigkeit von $\pm 1\%$ gemessen. Es wurden jeweils möglichst viele 100 mm-Stücke vermessen, nur bei wenigen Ausschaltungskombinationen mußte ich mich mit weniger als 20 Meßwerten zufrieden geben. Stets wurden mehrere Spuren von mehreren Tieren gleicher Ausschaltungsart vermessen. Für die statistische Sicherung gilt das beim Grenzwinkel Gesagte.

3. Ergebnisse

Die Werte der beiden benützten quantitativen Methoden sind nicht unmittelbar zu vergleichen, da sie verschiedene Parameter mit gänzlich verschiedenen Meßskalen messen. Um eine erste Vergleichbarkeit zu schaffen, wurden die Mittelwerte der Spurenlängen und die Mittelwerte der Grenzwinkel der einzelnen Ausschaltungskombinationen auf die Mittelwerte des Normaltieres bezogen. Mittlere Spurenlänge: s ; mittlerer Grenzwinkel ε_0 ; beim Normaltier: s_{normal} und $\varepsilon_{0\text{normal}}$. Da Normaltiere die beste Schwereorientierungsleistung zeigen, ist es wünschenswert, für s_{normal} und $\varepsilon_{0\text{normal}}$ die größten Werte zu erhalten; daher wurden folgende auf die Normalwerte bezogene Größen x_s bzw. x_ε für Spuren bzw. Grenzwinkel der einzelnen Ausschaltungskombinationen berechnet:

$$x_s = \frac{100 s_{\text{normal}}}{s}; \quad x_\varepsilon = \frac{100 (90 - \varepsilon_0)}{(90 - \varepsilon_{0\text{normal}})};$$

Bei den Spuren wird $\frac{1}{s_{\text{normal}}}$ als Bezugswert genommen. Für die Grenzwinkel eignet sich $90 - \varepsilon_0$ als Bezugswert, da es den Winkelbereich der schiefen Ebene angibt, über den ein Tier orientiert ist. Bei Normaltieren ($90 - \varepsilon_{0\text{normal}}$) ist er am größten.

x_s bzw. x_ε einer Ausschaltungskombination besagt also, daß diese Kombination soundsoviel Prozent der Leistung des Normaltieres zeigt. Jedoch sind auch x_s und x_ε nur innerhalb der Spuren bzw. Grenzwinkel vergleichbar. Denn da man nicht behaupten kann, daß die Spurenlänge mit dem Grad der Ausschaltung nach der gleichen Beziehung zunimmt, wie der Grenzwinkel — beide Größen sind ja inkommensurabel — sind die Prozentwerte der Leistung nicht gleichzusetzen. Verglichen werden kann nur das Verhältnis der Leistung einer Kombination A zu der

der Kombination *B* aus den Spurenwerten mit dem Verhältnis beider Kombinationen aus den Grenzwinkelwerten. Zur Bildung dieser Verhältnisse s. S. 519.

Tabelle 5 gibt eine Zusammenstellung aller Ergebnisse aus den Spurenmessungen und den Grenzwinkelbestimmungen. Abb. 33 stellt die wichtigsten Ergebnisse graphisch dar.

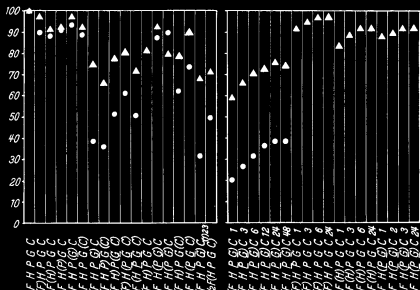


Abb. 33. Die Schwerorientierungsleistung verschiedener Ausschaltungskombinationen von *Formica polyctena*. ▲ Die durch Bestimmung des Grenzwinkels der Orientierungsfähigkeit auf der schiefen Ebene festgestellten Mittelwerte. ● die durch Ausmessen der Spurenlänge auf vertikaler Fläche laufender Tiere festgestellten Mittelwerte. Alle Werte sind auf die Leistung des Normaltieres = 100 bezogen (s. S. 514). Ordinate: relative Leistungsfähigkeit einer auf der Abszisse angegebenen Ausschaltungskombination in Prozent der Leistung des Normaltieres. Die Zahlen hinter den Bezeichnungen der Ausschaltungskombinationen geben die Wartezeit in Stunden an (rechter Teil der Darstellung)

Kontrollversuche. α) Für die Vermessung der Spurenlängen. Um abschätzen zu können, inwieweit nicht die Ausschaltung der Schweresinnesorgane, sondern die am Tier vorgenommenen Operationen die zunehmende Kurvigkeit des Laufes bewirken, wurden folgende Kontrollen vorgenommen:

FH(PG)C hat nach 24 Std eine mittlere Spurenlänge $s = 119$ mm, $x_s = 87,1$. Diese Versuchstiere weisen also 87% der Leistung des Normaltieres auf. Läßt man sie nach der gleichen Wartezeit auf der vertikalen Lauffläche nach einer von oben her leuchtenden Lichtquelle orientiert laufen, so ergibt sich ein $s = 106$ mm, $x_s = 98,2$. Der Unterschied zu derselben Ausschaltungsart im Dunklen ist gesichert, der zur Leistung des Normaltieres jedoch nicht. Die Ameisen laufen also — bei gleicher Ausschaltungsart und auf derselben Lauffläche — um 11% besser, wenn sie sich nach dem Licht orientieren, als wenn sie sich, geblendet, nach der Schwerkraft orientieren müssen. Nach dem Licht orientiert laufen sie so gut wie

Tabelle 5. Die Schwereorientierungsleistung verschiedener Ausschaltungskombinationen von *Formica polyctena* und *Messor barbarus*.

Bezeichnung der Kombinationen s. S. 504. Wartezeit: Zeit, die zwischen Ausschaltung und Prüfung verstrichen ist. s = mittlere Spurenlänge für 100 mm der mittleren Laufrichtung, gewonnen aus n_1 Meßwerten. ε_0 = mittlerer Grenzwinkel der Orientierungsfähigkeit, gewonnen aus n_2 Meßwerten. x_e bzw. x_s : aus Spuren bzw. Grenzwinkel berechnete Leistung einer Ausschaltungskombination in Prozent der Leistung des Normaltieres (s. S. 514)

Bezeichnung	Wartezeit Std	s mm	n_1	ε_0 Grad	n_2	$90 - \varepsilon_0$ Grad	x_e %	x_s %	Fußnote
<i>Formica polyctena</i>									
FHPGC	—	104	72	3,5	21	86,5	100	100	1
(F)HPPC	24	116	29	6	21	84	97,1	89,9	
F(H)PGC	24	120	31	11	20	79	91,3	87,0	
FH(P)GC	24	115	39	10	20	80	92,4	90,4	
FHP(G)C	24	111	47	6	20	84	97,1	93,6	
FHPG(C)	24	117	43	10	20	80	92,4	88,7	
F(HPGC)	24	206	33	28	20	62	71,6	50,4	
(F)H(PGC)	24	170	33	20	20	70	80,9	61,1	
(FH)P(GC)	24	201	36	23	20	67	77,4	51,6	
(FHP)G(C)	24	290	25	33	20	57	65,8	35,8	
(FHPG)C	24	275	20	25	17	65	75,1	38,0	
(FH)PGC	24	128	43	19,5	20	70,5	81,5	81,3	
FH(PG)C	3	121	20	10,5	21	79,5	91,8	86,3	
FH(PG)C	24	119	23	10	20	80	92,4	87,1	
FH(PG)C	3	117	45	22,5	20	67,5	78,6	89,2	
FH(PG)C	24	—	—	21	8	69	79,4	—	
(FH)PG(C)	24	168	26	22	20	68	78,6	62,0	
FH(PGC)	24	141	25	12	20	78	90,1	73,6	
FH(PG)C	(FH) 24	400	7	—	—	—	—	26,1	6
(FHPG)C _{1/2} 3	24	330	15	31	20	59	68,2	31,5	
$\frac{1}{2}$ F(HPPC)	24	210	32	28	20	62	71,6	49,4	
(FH)PGC	1	unor.	20	—	—	—	—	—	2
(FH)PGC	24	167	22	—	—	—	—	62,3	2
(FH)PGC	40	136	9	—	—	—	—	76,2	2
FH(PG)C	24	106	14	—	—	—	—	98,2	3
FH(PG)C	3	132	10	—	—	—	—	79,0	4
(FHPG)C	$\frac{1}{4}$	unor.	20	—	—	—	—	—	
(FHPG)C	1	530	5	39	20	51	58,9	19,7	
(FHPG)C	3	395	5	33	20	57	65,8	26,3	
(FHPG)C	6	330	6	29	20	61	70,5	31,7	
(FHPG)C	12	285	6	27	20	63	72,7	36,4	
(FHPG)C	24	275	20	25	17	65	75,1	38,0	
(FHPG)C	48	270	6	26	15	64	73,9	38,3	
(FHPG)C	6	510	13	—	—	—	—	20,4	5
(FH) $\frac{1}{2}$	(FH) $\frac{1}{2}$	unor.	20	—	—	—	—	—	
(FHPG)C	(FH) $\frac{1}{3}$	unor.	20	—	—	—	—	—	
(FHPG)C	(FH) 6	unor.	15	—	—	—	—	—	
(FHPG)C	(FH) 12	unor.	11	—	—	—	—	—	
(FHPG)C	(FH) 15	570	4	—	—	—	—	18,7	
(FHPG)C	(FH) 18	505	6	—	—	—	—	20,5	
(FHPG)C	(FH) 24	400	7	—	—	—	—	26,1	
(FHPG)C	(FH) 48	385	8	—	—	—	—	26,9	
(F)H(PGC)	24	170	33	20	20	70	80,9	61,1	
(F)H(PGC)	24	108	12	—	—	—	—	96,7	3
$\frac{1}{2}$ F(HPPC)	24	255	19	30,5	20	59,5	68,7	40,4	7

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Bezeichnung	Warte- zeit Std	s mm	n_1	ϵ_0 Grad	n_2	$90-\epsilon_0$ Grad	x_0 %	x_2 %	Fuß- note	
$\frac{1}{2}$ F(HPGC)	24	210	32	28	20	62	71,6	49,4	8	
(F)HPGC	1	—	—	11	20	79	91,3	—		
(F)HPGC	3	—	—	8	20	82	94,7	—		
(F)HPGC	6	—	—	6,5	20	83,5	96,5	—		
(F)HPGC	24	116	29	6	21	84	97,1	89,9		
F(H)PGC	1	—	—	18	20	72	83,2	—		
F(H)PGC	3	—	—	14	20	76	87,8	—		
F(H)PGC	6	—	—	11	20	79	91,3	—		
F(H)PGC	24	120	31	11	20	79	91,3	87,0		
FH(PG)C	1	—	—	14	20	76	87,8	—		
FH(PG)C	2	—	—	12,5	15	77,5	89,5	—		
FH(PG)C	3	121	20	10,5	21	79,5	91,9	86,3		
FH(PG)C	24	119	23	10	20	80	92,4	87,1		
Kontrolle	24	—	—	6	10	84	97,1	—		9
<i>Messor barbarus</i>										
FHPGPpC	—	106	43	3,5	20	86,5	100	100	1	
(F)HPGPpC	24	121	27	8	20	82	94,7	87,0		
F(HPGPpC)	24	187	24	21,5	19	68,5	79,1	56,4		

¹ Normaltiere.² Kopf stark verdreht festgelegt.³ Nach Licht orientiert.⁴ Hinterleib stark verdreht festgelegt.⁵ Kopf und Hinterleib gegenseitig verdreht festgelegt.⁶ Petiolus und Gaster wurden $\frac{1}{4}$ Std vor der Prüfung abgeschnitten.⁷ 1 Fühler vor einer knappen Viertelstunde abgeschnitten.⁸ 1 Fühler zusammen mit der Verklebung (vor 24 Std) abgeschnitten.⁹ An allen Körperteilen Wachs befestigt; die Gelenke sind aber dabei freigeblieben.

Normaltiere, das Festlegen von Petiolus und Gaster hat keinen signifikant schädigenden Effekt. Dies gilt für mittelschwere Ausschaltungen.

Als Kontrolle für schwere Ausschaltungen diente (F)H(PGC). Gebildet haben diese Tiere nach 24 Std ein $s = 170$ mm, $x_s = 61,1$. Auf der Vertikalen nach Licht orientiert nach gleicher Wartezeit: $s = 108$ mm, $x_s = 96,7$. Sie laufen zwar signifikant schlechter als Normaltiere; im Verhältnis zu dem s von Schwereorientierten spielt jedoch diese Verschlechterung um 3,3% gegenüber den Normaltieren keine Rolle. In ihrer Auswirkung auf die Laufqualität ist die Allgemeinschädigung selbst bei dieser schweren Ausschaltung geringfügig, wenn man sie mit der Wirkung vergleicht, die der Verlust der Schweresinnesorgane mit sich bringt.

β) Kontrollen für die Grenzwinkelbestimmung. Es wurden zum Vergleich mit Ameisen, denen vier Gelenke ausgeschaltet waren, Tiere auf der schiefen Ebene geprüft, denen sehr viel Wachs an allen betreffenden Gelenkteilen angebracht wurde, ohne jedoch die Gelenke festzulegen. Die Tiere liefen fast normal. Ihr ϵ_0 nach 24 Std war 6° , $x_s = 97,1$. Der

Unterschied zu Normaltieren ist zwar gesichert, ist aber so gering, daß er für die Kombinationen mit drei oder vier ausgeschalteten Gelenken, für die diese Kontrolle gilt, nicht ins Gewicht fällt.

Diese Versuche vermögen auch den Einwand, eine geringere Flucht-tendenz der Ameisen höheren Ausschaltungsgrades verursache ihren gewundenen Lauf, zu entkräften. Denn bei Einschalten des Lichtes dürfte sich die Flucht-tendenz der Versuchstiere wohl kaum plötzlich so stark vergrößern, daß ihre Laufspuren nun fast gerade sind. Außerdem wird die folgende Besprechung der Ergebnisse zeigen, daß die aus den Spuren ermittelte Leistung in ähnlicher Weise mit wachsendem Ausschaltungsgrad abnimmt, wie die aus Grenzwinkeln ermittelte. Bei der Grenzwinkelbestimmung spielt aber die Flucht-tendenz gar keine Rolle.

4. Diskussion der Ergebnisse

a) Normaltiere laufen die 100 mm der mittleren Laufrichtung in durchschnittlich 104 mm Spurlänge. Sie können sich auf einer schiefen Ebene von nur 3,5° Neigung noch nach der Schwerkraft orientieren (Extremwerte s. S. 530). Auf diese Normalwerte werden, wie oben ausgeführt, die Leistungen der verschiedenen Ausschaltungstypen bezogen.

Zur Beantwortung der Frage, welche Bedeutung den einzelnen Gelenken und ihren Bf. bei der Schwereorientierung zukommt, sind vor allem zwei Versuchsgruppen genau zu analysieren. Bei der ersten wird der *Ausfall der Leistungsfähigkeit* gegenüber der des Normaltieres betrachtet, der auf das *Ausschalten eines Gelenkes* hin auftritt [(F)HPGC, F(H)PGC, FH(P)GC, FHP(G)C, FHPG(C)]. Bei der zweiten betrachtet man die *Leistungsfähigkeit, die ein Gelenk allein besitzt* [(F(HPGC), (F)H(PGC), (FH)P(GC), (FHP)G(C), (FHPG)C)].

b) Ausschaltungskombinationen, bei denen nur ein Gelenk ausgeschaltet ist.

Ausschaltungsart . . .	(F)HPGC	F(H)PGC	FH(P)GC	FHP(G)C	FHPG(C)
x_g (Grenzwinkel) . . .	97,1	91,3	92,4	97,1	92,4
x_s (Spuren)	89,9	87,0	90,4	93,6	88,7

Sicherung der Unterschiede:

Grenzwinkel: Alle Mittelwerte sind gesichert von dem Mittelwert des Normaltieres verschieden. (F) und (G) sind gesichert von (H, P) und (C) unterschieden. (H) ist nicht gesichert von (P) und (C) unterschieden.

Spuren: Alle Mittelwerte sind gesichert vom Mittelwert des Normaltieres verschieden. (F) ist nicht gesichert von (H, P) und (C), zweifelhaft gesichert von (G) ($P = 0,01$) unterschieden. (H) ist gesichert von (G), zweifelhaft gesichert von

(P) ($P = 0,12$), ungesichert von (C) unterschieden. (P) ist zweifelhaft gesichert von (G) ($P = 0,011$), ungesichert von (C); (G) schwach gesichert von (C) ($P = 0,008$) unterschieden.

Nach dem Grad der Schädigung läßt sich bei den Versuchen mit nur einem ausgeschalteten Gelenk folgende Reihenfolge aufstellen:

Grenzwinkel $H = P = C > F = G$

Spuren $H = C = F = P \geq G$

Wie man sieht, liegen die x -Werte für die einzelnen Gelenke recht nahe beisammen; *wird also nur ein Gelenk ausgeschaltet, dann ist die Schädigung, unabhängig davon, welches Gelenk ausgeschaltet wurde, ungefähr gleich groß*. Noch deutlicher wird diese Tatsache, wenn wir den x_s - bzw. den x_e -Wert von (F)HPGC als Einheit wählen, auf die die x -Werte der anderen Kombinationen bezogen werden. Das ist schon deshalb nötig, weil nur solche Verhältniswerte Vergleiche zwischen Grenzwinkel und Spuren zulassen. Damit das Gelenk, dessen Ausschaltung die größte Schädigung bewirkt [nämlich (H)] in der Vergleichsskala den größten Wert erhält, setze ich $\frac{1}{x_{(F)}} = 1$. Dieses Verfahren des Vergleiches zwischen Grenzwinkel und Spuren beruht letzten Endes auf der Annahme, daß das Gelenk, dessen x -Werte man als Bezugseinheit wählt, auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen für die Schwererezeption das gleiche leistet. Dafür scheint F am geeignetsten. Am Fühler kann man vom Bau her keine Vorzugsrichtung für die Schwererezeption erkennen, bzw. man kann sich keine Lage im Raum denken, bei der die BfF maximal gereizt würden. Da ähnliche Gedankengänge auch für H angestellt werden könnten, errechnete ich die Verhältniswerte auch für x_H als Bezugswert — Abb. 34 und 35 rechts —; an den Ergebnissen ändert das kaum etwas.

Um zu zeigen, daß die Fühler wirklich auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen nahezu dasselbe zur Gesamtschwereorientierungsleistung beitragen, wurde durch die Messung der Spurenlängen das Verhältnis der Leistung von Normaltieren zu der von F(HPGC) auf der Vertikalen (nämlich 100:50,4 s. Tabelle 5) mit dem Verhältnis der Leistungen derselben Tiere auf der schiefen Ebene verglichen. Die schiefe Ebene stand dabei um 5° steiler, als dem Grenzwinkel des jeweiligen Typs entsprach [FHPGC: $3,5 + 5 = 8,5^\circ$; F(HPGC): $28 + 5 = 33^\circ$]. Die Mittel der gemessenen Spurlängen betrugen dabei für FHPGC 135 mm ($n = 16$) und für F(HPGC) 285 mm ($n = 10$).

Auf $\frac{1}{135}$ bezogen, beträgt die Leistung von F(HPGC) auf der schiefen Ebene geringer Neigung 47,7% der Leistung des Normaltieres. F allein leistet also — innerhalb der Fehlergrenzen — auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen ungefähr dasselbe.

Für $\frac{1}{x(F)} = 1$ erhält man (Abb. 34 links):

Ausschaltungsart	(F)HPGC	F(H)PGC	FH(P)GC	FHP(G)C	FHPG(C)
Grenzwinkel . .	1	1,06	1,05	1,00	1,05
Spuren	1	1,03	0,99	0,96	1,01

Einerseits erweist es sich also, daß die Ausschaltung jeweils nur eines Gelenkes nur geringe Unterschiede in der Leistungsfähigkeit der einzelnen Gelenke für die Schwereorientierung erkennen läßt; anderer-

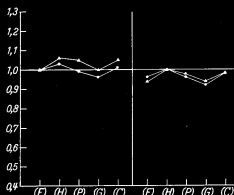


Abb. 34. Schwereorientierungsleistung der Ausschaltungskombinationen, bei denen nur ein Gelenk ausgeschaltet wurde. Das jeweils ausgeschaltete Gelenk ist auf der Abszisse angegeben. ▲ Grenzwinkel; ● Spuren. Ordinate: Leistungswerte, die auf den jeweiligen Spuren- bzw. Grenzwinkelwert der Kombination, bei der F ausgeschaltet wurde (linke Darstellung), bzw. bei der H ausgeschaltet wurde (rechte Darstellung) = 1 bezogen wurden. (Zur Berechnung der Werte s. S. 519) In Abb. 34—37 bedeuten die die Werte verbindenden Linien nicht, daß Zwischenwerte existieren! Sie dienen nur, an Hand ihrer Steilheit, zur leichteren Beurteilung des Verhältnisses der Werte aus Spurenmessung und Grenzwinkelbestimmung!

seits kann man doch feststellen, daß H am wichtigsten (größte Schädigung) und G am unwichtigsten (geringste Schädigung) erscheint, wenn der Unterschied auch sehr gering ist. Die Unterschiede zwischen den durch die Grenzwinkelbestimmung und durch die Spurenvermessung gewonnenen Werten sind zu geringfügig, als daß sie für einen Vergleich der Leistungen auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen herangezogen werden könnten.

e) Ausschaltungskombinationen, bei denen nur ein Gelenk frei ist.

Ausschaltungsart	F(HPGC)	F(H)PGC	(FH)P(GC)	(FHP)G(C)	(FHPG)C
x_e (Grenzwinkel)	71,6	80,9	77,4	65,8	75,1
x_s (Spuren) . . .	50,4	61,1	51,6	35,8	38,0

Sicherung der Unterschiede:

Alle Werte sind von den Werten der Normaltiere gesichert verschieden.

Grenzwinkel: F ist gesichert von allen anderen Werten unterschieden; H ist von G und C gut, von P nicht sehr gut ($P = 0,003$) gesichert verschieden; P ist von G gesichert, von C nicht gesichert verschieden; G ist von C gesichert verschieden.

Spuren: F ist von H, G und C, nicht aber von P gesichert verschieden; H ist von P, G und C gesichert verschieden; P ist von G und C gesichert, G von C nicht gesichert verschieden.

Die Reihenfolge der Gelenke nach ihrer Leistung ist:

Grenzwinkel: $H > P = C > F > G$

Spuren: $H > P = F > C = G$

Da in dieser Versuchsserie das Gelenk mit der größten Leistung sowieso die größten x -Werte besitzt, kann zum Bilden der Verhältnisswerte $x_F = 1$ gesetzt werden.

Werte für $x_F = 1$ (Abb. 35 links):

Ausschaltungsart	F(HPGC)	(F)H(PGC)	(FH)P(GC)	(FHP)G(C)	(FHPG)C
Grenzwinkel . . .	1	1,12	1,08	0,91	1,04
Spuren	1	1,21	1,02	0,71	0,75

Daraus lassen sich weitergehende Folgerungen für die Bedeutung der einzelnen Gelenke bei der Schwereorientierung ziehen:

1. Für das Erkennen der Richtung der Schwerkraft auf der schiefen Ebene geringer Neigung (Grenzwinkel) ist H am wichtigsten; P folgt unmittelbar; C gleicht in seiner Leistung P; F leistet weniger als C, und G leistet von allen Gelenksystemen am wenigsten.

2. Für einen möglichst geraden, geotaktischen Lauf auf der Vertikalen (Spuren) leistet H ebenfalls am meisten; es folgen, ziemlich weit zurückliegend, P und F, die etwa gleichwertig sind. Sehr viel weniger als die genannten Gelenke leisten die ebenfalls etwa gleichwertigen C und G.

Für beide Teilleistungen der Schwereorientierung leistet H am meisten und G am wenigsten. P dürfte stets das zweitwichtigste Gelenk sein. Über F und C lassen sich keine gemeinsamen Angaben über die Einstufung machen.

An dieser Versuchsserie läßt sich nun auch etwas über die Unterschiede der Gelenke für die Schwereorientierung auf der Vertikalen und

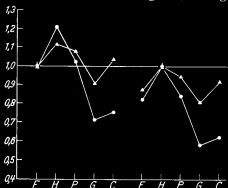


Abb. 35. Die gleiche Darstellung wie Abb. 34, aber für die Ausschaltungskombinationen, bei denen nur ein Gelenk frei ist. Das freie Gelenk ist auf der Abszisse angegeben. ▲ Grenzwinkel, ● Spuren. Ordinate: Relativwerte der Leistung. Linke Darstellung: Werte der Kombination mit freiem F gleich 1; rechte Darstellung: Werte der Kombination mit freiem H gleich 1. (Zur Berechnung der Werte s. S. 519)

nahe der Horizontalen machen. Gleichgültig, ob F oder H als Bezugs-gelenke genommen werden, ergibt sich, daß zwischen G und C bei beiden Teilleistungen der Schwereorientierung beträchtliche Unterschiede bestehen.

Während H, P und F im großen und ganzen auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen Ähnliches leisten (wenn auch H auf der Vertikalen etwas leistungsfähiger und P etwas weniger leistungsfähig erscheint, als auf der schiefen Ebene), sind G und C auf der Vertikalen sehr viel weniger leistungsfähig. Das heißt: Gasterfelder und Coaxalfelder haben größere

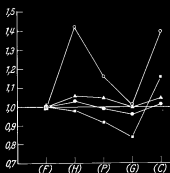


Abb. 36

Abb. 36. Schwereorientierungsleistung, wenn nur ein Gelenk ausgeschaltet ist, im Vergleich mit der Zahl der freien Borsten (■) und der Länge der freien Borsten (○). Grenzwinkel: ▲; Spuren: ●. Auf der Abszisse ist das ausgeschaltete Gelenk angegeben, auf der Ordinate der auf die Kombination mit ausgeschaltetem F bezogene Wert. (Zur Berechnung der Werte s. S. 523)

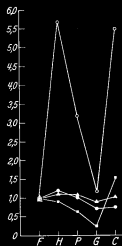


Abb. 37

Abb. 37. Die gleiche Darstellung wie Abb. 36, diesmal für die Ausschaltungskombinationen, die nur mehr ein Gelenk — das auf der Abszisse angegebene —, frei haben. Alle Werte auf die der Kombination mit freiem F bezogen. (Zur Berechnung der Werte s. S. 523.) Zahl der freien Borsten: ■; Länge der freien Borsten: ○; Grenzwinkel: ▲; Spuren: ●

Bedeutung für die Schwereorientierung auf einer schiefen Ebene geringer Neigung als für die Einhaltung eines bestimmten, nach der Schwerkraft orientierten Kurses auf einer senkrechten Lauffläche.

Es muß jedoch auch hier darauf hingewiesen werden, daß sich die Unterschiede in der Leistungsfähigkeit der einzelnen Gelenke in recht engen Grenzen halten. Das wird besonders dann klar, wenn man versucht, aus diesen Ergebnissen abzuschätzen, wie stark die einzelnen Gelenke an der Gesamtleistung aller Bf. beteiligt sind. Mit Hilfe der errechneten Verhältniszahlen ($F = 1$, $H = 1,12 F$, $P = 1,08 F$, $G = 0,91 F$ und $C = 1,04 F$ für die Grenzwinkel bzw. $F = 1$, $H = 1,21 F$, $P = 1,02 F$, $G = 0,71 F$ und $C = 0,75 F$ für die Spuren) und für $F + H + P + G + C = 100$ kommt man dabei zu folgenden Werten:

Auf der schiefen Ebene geringer Neigung ist H ähnlich wie P mit etwa 20%, C mit 19%, F mit 18% und G mit 17% an der Gesamtleistung beteiligt; auf der Vertikalen entfallen auf H 25%, auf P 22%, auf F 20% und auf C und G je etwa 15%. Auf der Vertikalen ist der Vorrang von H deutlicher, ebenso die geringere Leistung von C und G.

d) Welche Faktoren bestimmen die Leistung der Gelenke? Da die Bf. als die Schwererezeptoren erkannt wurden, kommen die Zahl der an einem Gelenk stehenden Borsten und ihre Anordnung am Gelenk, d. h. die Art der Anpassung der die Bf. tragenden Teile an ihr Widerlager, als leistungsdeterminierende Faktoren in Frage. Außerdem scheint es mir möglich, daß auch die Länge der Borsten eines Bf. für die Genauigkeit der Stellungskontrolle eine Rolle spielt, da mit längeren Borsten bei entsprechendem Bau des Gelenkes ein größerer Bereich des Widerlagers berührt werden kann, als mit kurzen.

In Abb. 36 und 37 werden die Zahl der Borsten und das Produkt aus Zahl und Länge der Borsten der Gelenke — eine Größe, die der mittleren Borstenlänge an einem Gelenk entspricht —, mit den Schwerorientierungsleistungen dieser Gelenke verglichen. Als Bezugswerte wurden für die Leistungen wieder $x_{(F)}$ und x_F genommen. Die Borstenzahlen und Borstenlängen der einzelnen Gelenke sind in Tabelle 6 aufgeführt.

Tabelle 6. Zahl und Länge der Borsten an den Fühler-, Hals-, Petiolus-, Gaster- und Coxengelenken von *Formica polyctena*

Hinter der Länge in μ ist in Klammern die jeweiligen Anzahl von Borsten der angegebenen Länge hinzugefügt. 2F = Gelenke beider Fühler.

Gelenk	2F	H	P	G	C _I	C _{II}	C _{III}
Borstenzahl	250	220	150	50	135	120	120
Länge in μ (Anzahl)	10 (180) 5 (70)	30 (70) 50 (80) 75 (70)	50 (25) 25 (70) 60 (55)	40	50 (50) 25 (85)	25	35 (50) 25 (40) 20 (30)

Gesamtzahl der Borsten: etwa 1100 (einschließlich BfT).

Von der Gesamtzahl der Borsten tragen beide Fühler zusammen 23%, H 20%, P 14%, G 5%, C_I 12%, C_{II} und C_{III} je 11%. Setzt man die Zahl der Borsten an beiden Fühlern = 1, so erhält man für die Anzahl von H 0,9; für die von P 0,65; für die von G 0,25 und für die von C 1,55. Diese Werte wurden für die Borstenzahl in Abb. 37 (1-Gelenk-frei-Versuche) zugrunde gelegt.

Nimmt man den reziproken Wert der Gesamtborstenzahl, vermindert um die Zahl der Borsten von beiden Fühlern ($2F = 1$), also $\frac{1}{\text{Gesamtzahl} - \text{Zahl von } 2F} = 1$, so entsprechen für H 0,97; für P 0,90; für G 0,81 und für C 1,16. Diese Werte wurden für die Borstenzahl in Abb. 36 (1-Gelenk-ausgeschaltet-Versuche) zugrunde gelegt.

Die Gesamtlänge der Borsten das ganzen Tieres beträgt etwa 33300μ ; daraus ergibt sich eine mittlere Borstenlänge von etwa 28μ . Von der Gesamtlänge treffen auf 2 F 2150μ ; auf H 11350μ ; auf P 6300μ ; auf G 2400μ und auf C 11100μ (C_I: 4650, C_{II}: 3000, C_{III}: 3450).

Für das Produkt aus Zahl und Länge der Borsten von $2F = 1$ ergibt sich für H 5,67; für P 3,17; für G 1,17 und für C 5,50. Diese Werte wurden für das Produkt aus Zahl und Länge der Borsten in Abb. 37 zugrunde gelegt.

Nimmt man $\frac{1}{\text{Gesamtlänge} - \text{Länge aller Borsten von } 2F} = 1$, dann erhält man für H 1,42; für P 1,16; für G 1,01 und für C 1,40. Diese Werte wurden für das Produkt aus Zahl und Länge der Borsten in Abb. 36 zugrundegelegt.

Für die Versuche mit einem ausgeschalteten Gelenk wurden die reziproken Werte aus demselben Grund wie oben bei $\frac{1}{x_{(F)}}$ verwendet.

Wenn auch keine genaue Parallelität zwischen der Leistung der einzelnen Gelenke und der Zahl oder dem Produkt aus Zahl und Länge der Borsten der an ihnen stehenden Bf. besteht, so ist doch einiges Gemeinsame in der Verteilung der Leistungen, der Anzahlen und der mittleren Borstenlängen zu bemerken:

In jedem Fall hat auch hier das Gastergelenk den geringsten Wert. Wird die Länge der Borsten mit berücksichtigt, so steht auch hier H an der Spitze, wird nur die Anzahl betrachtet, so steht H jedenfalls genau so hoch über P und G, wie seine Leistung auf der Vertikalen über der von P und G steht. Aus der Reihe fällt vor allem C: Es hat sehr viel höhere Borstenwerte, als seiner Leistung entspricht, wenn beide auch deutlich über den Werten von G liegen. Die Zahl der Borsten von 2F liegt gegenüber der von H höher, als der Leistung von F im Vergleich zu der von H entspricht; wird die Länge mit berücksichtigt, so liegt H wieder weit über F.

Was ergibt sich aus diesem Vergleich? Sowohl Zahl als Länge der Borsten an den Gelenken (oder zumindest eine Größe, die sich mit der Länge der Borsten ändert und den eigentlich bestimmenden Faktor bei dem Einfluß der Länge auf die Leistung darstellt) scheinen die Bedeutung der Gelenke für die Schwereorientierung mitzubestimmen. Jedoch muß wenigstens noch ein dritter Faktor mitwirken; als solcher bietet sich die Anpassung der Bf. an ihr Widerlager an:

Das für die Schwereorientierung so wichtige Halsgelenk trägt 3 Bf., die den Hals ringsum umgeben und von denen besonders die Episternalfelder genau an ihr Widerlager am Hinterhaupt angepaßt sind. Dem entspricht die hohe Leistung von H auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen.

Die Coxen besitzen eine große Zahl gut an ihre Reibfläche angepaßter Bf. Jedoch ist mit Sicherheit anzunehmen, daß es deren Hauptaufgabe ist, die Beinstellungen bei der Fortbewegung zu registrieren. Daher ist es verständlich, daß sie weniger zur Schwereorientierung beitragen, als

man nach der Ausbildung der Bf. erwarten möchte. Für die weit geringere Leistung von C auf der Vertikalen, als nahe der Horizontalen sehe ich keine voll befriedigende Erklärung. Der wesentlichste Grund dafür muß in der gegenüber der Stellung auf der Horizontalen stark verändernden Körpergewichtsverteilung bei vertikaler Stellung des Tieres liegen.

Das Petiolusgelenk trägt 2—3 Bf., die aber sehr viel offener als die BfH liegen und keinen so engen Kontakt mit den Widerlagern besitzen. Das Gastergelenk besitzt nur ein ventral gelegenes Bf., das maximal gereizt wird, wenn das Tier auf der Horizontalen oder auf einer schiefen Ebene nahe der Horizontalen steht, da dann der Gaster am stärksten nach unten hängt. Dem entspricht die bessere Leistung von G nahe der Horizontalen, als auf der Vertikalen.

Die Fühler wurden hier als Bezugspunkt gewählt. Nimmt man statt dessen H als Bezugspunkt, so liegt die Leistung der Fühler beträchtlich über ihrem Wert für die mittlere Borstenlänge. Das kommt nicht unerwartet, da am Fühler ja auch noch das Johnstonsche Organ liegt, dessen Beteiligung an der Schwererezeption wahrscheinlich ist.

Daß nicht nur Zahl und Länge der Borsten, sondern auch die Anordnung der Bf. eine Rolle für die Schwereorientierungsleistung eines Gelenkes spielen, wird weiter durch die unten (S. 558) besprochenen Ergebnisse des Vergleiches der Fühler von *Messor* und *Formica* gestützt: Der für die Schwereorientierung leistungsfähigere Fühler von *Messor* unterscheidet sich nicht in Zahl und Länge der Borsten von dem von *Formica*, wohl aber in der Art der Anpassung der Scapusborstenfelder an ihr Widerlager.

e) Teilausschaltungen an einem Gelenksystem. Bei F und C ist es möglich, nicht nur den ganzen Bf.-Komplex dieser zwei Gelenksysteme auszuschalten, sondern auch Teile des Gelenksystems intakt zu lassen, während andere ausgeschaltet werden.

α) Die Fühler. Ameisen sind noch schwereorientierungsfähig, wenn nur mehr die Gelenke eines Fühlers frei sind, unabhängig davon, ob man den rechten oder den linken Fühler frei läßt.

Ergebnisse:

Aus- schaltungsart	Wartezeit	s	x_1	x_2	x_3
F(HPGC)	24 Std	206	50,4	28	71,6
$\frac{1}{2}$ F(HPGC)	$\frac{1}{4}$ Std	255	40,4	30,5	68,7
$\frac{1}{2}$ F(HPGC)	24 Std	210	49,4	28	71,6

Bei den Grenzwinkeln sind die Unterschiede zwischen F und $\frac{1}{2}$ F nach $\frac{1}{4}$ Std, ebenso die zwischen $\frac{1}{2}$ F nach $\frac{1}{4}$ Std und $\frac{1}{2}$ F nach 24 Std zweifelhaft gesichert ($P = 0,014$). Dieselben Unterschiede sind bei den Spuren gesichert; ungesichert ist der Unterschied zwischen F und $\frac{1}{2}$ F nach 24 Std.

Der Verlust eines Fühlers bewirkt bei Versuchstieren, die sich nur mehr mit den Fühlern nach der Schwerkraft orientieren, eine kurze,

schwache Senkung der Leistung; nach 24 Std jedoch können sie mit einem Fühler genau so gut nach der Schwerkraft orientiert laufen, wie mit beiden. Zu dieser Leistung genügen weder ein Scapus noch beide, noch genügen ein oder beide Pedicellusgelenke; sogar die Geißel muß unverletzt sein.

β) Die *Coxen*. Tiere des Typs $(FHPG)C_{(1)23}$, bei denen nur noch Meso- und Metacoxen frei beweglich sind, laufen schwereorientiert. Dagegen genügen die Procoxen allein $[(FHPG)C_{1(23)}]$ nicht zur Schwereorientierung. Meso- und Metacoxen können nicht unabhängig voneinander ausgeschaltet werden. Ebenso wenig gelang es mir, nur die Coxen einer Seite auszuschalten.

Ergebnisse:

Aus- schaltungsart	Wartezeit	s	x_s	e_s	x_e
$(FHPG)C$	24 Std	275	38,0	25	75,1
$(FHPG)C_{(1)23}$	24 Std	330	31,5	31	68,2

Der Unterschied ist bei Spuren und Grenzwinkeln signifikant. Durch Ausschaltung des Procoxalsystems senkt sich die Leistung irreparabel um etwa $1/10$ (Grenzwinkel) bis $1/6$ (Spuren). Die Zahl der freien Borsten sinkt dabei um etwa $1/3$, genauso das Produkt aus Zahl und Länge der freien Borsten.

γ) Weitere Ausschaltungskombinationen. 1. Versuche an Tieren mit abgeschnittenem Hinterleib: Nach dem Abschneiden wurde die Wunde sofort mit Wachs verschlossen, um ein zu schnelles Austrocknen zu verhindern. Trotzdem lebten Tiere mit abgeschnittenem Gaster und Petiolus selten länger als einige Stunden. Wie früher bereits geprüft wurde, ist jedoch bei $FH(PG)C$ die Kompensation von Ausschaltungsschäden nach 3 Std schon abgeschlossen (s. S. 531). Immerhin konnten von mehr als 100 vorbereiteten Tieren 8 auch nach 24 Std Wartezeit noch getestet werden.

Ergebnisse:

Aus- schaltungsart	Wartezeit	s	x_s	e_s	x_e
$FH(PG)C$	3 Std	117	89,2	22,5	78,6
$FH(PG)C$	24 Std	—	—	21	79,4
$FH(PG)C$	3 Std	121	86,3	10,5	91,8
$FH(PG)C$	24 Std	119	87,1	10	92,4

Die Spurenwerte sind gegeneinander nicht zu sichern. Bei den Grenzwinkeln sind $FH(PG)C$ nach 3 und nach 24 Std nicht gesichert verschieden; ebenso wenig $FH(PG)C$ nach 3 und 24 Std. Aber beide Werte von $FH(PG)C$ sind von beiden Werten von $FH(PG)C$ gesichert verschieden.

Das Abschneiden des Hinterleibes senkt also nach 3 Std Wartezeit das Leistungsniveau auf der Vertikalen nicht stärker als das Festkleben des Hinterleibes, wohl aber auf der schiefen Ebene nahe der Horizontalen. Durch das Abschneiden des Hinterleibes werden weder Muskeln noch motorische oder sensorische Zentren, die für den Lauf notwendig sind, abgetrennt, denn diese liegen alle in Kopf und Thorax. Da auf der Vertikalen die Leistungen bei Abschneiden und Festlegen des Hinterleibes gleich sind, können für die unterschiedlichen Werte auf der schiefen Ebene auch keine Stoffwechselstörungen verantwortlich gemacht werden. *Wesentlich verschieden ist jedoch bei Abschneiden bzw. Festlegen die Schwerpunktslage und die Gewichtsverteilung des Tieres.* Man kann daher sagen, daß das Tier trotz der starken Gewichtsverlagerung des Körpers auf der Vertikalen fast genauso gut läuft, als wäre die Verlagerung nicht geschehen. Auf der schiefen Ebene geringen Neigungswinkels wird es jedoch offensichtlich dadurch beträchtlich an der Wahrnehmung der Richtung, in der die Schwerkraft wirkt, behindert. Da sich die Schwerpunktsverlagerung, für die Reizung der Bf. überwiegend in einer veränderten Reizung der Coxalfelder auswirkt, bedeutet das, *daß die Coxalfelder auf der schiefen Ebene geringer Neigung für die Schwereorientierung eine weit größere Bedeutung besitzen, als auf der Vertikalen* — ein Ergebnis, das oben (S. 522) auch auf ganz anderem Wege gefunden wurde.

2. Ein zweites Versuchspaar von Tieren mit abgeschnittenem bzw. festgeklebtem Hinterleib ergibt sich bei (FHPG)C und (FHPG)C. An (FHPG)C wurden nur die Spuren geprüft. Die Kompensationserscheinungen bei dieser Ausschaltungskombination werden später besprochen (s. S. 533).

Ergebnisse: (FHPG)C (FH) nach 24 Std $s = 400$ $x_g = 26,1$
 (FHPG)C nach 24 Std $s = 275$ $x_g = 38,6$

Der Unterschied ist signifikant.

Nach 24 Std läuft also das Tier mit festgeklebtem Hinterleib um die Hälfte besser, als das Tier mit abgeschnittenem Hinterleib. Das Coxensystem leistet, wie festgestellt, auf der Vertikalen weniger als nahe der Horizontalen. Wenn es nur mehr allein zur Schwereorientierung zur Verfügung steht, so reicht es auch bei normaler Schwerpunktslage des Tieres nur für 38,6% der Normalleistung. Die Verlagerung des Schwerpunktes durch Abschneiden des Hinterleibes aber wirkt sich noch weit erschwerender auf die Orientierung aus.

3. Ergebnisse von Mehrfachverklebungen bei denen noch mehrere Gelenke frei bleiben.

Verklebung von Fühler- und Halsgelenken [(FH)PGC]:

Ergebnisse nach 24 Std: $s = 128$; $x_g = 81,3$; $\epsilon_g = 19,5$; $x_g = 81,5$. Vergleichbare Ausschaltungskombinationen (nach 24 Std): (F)HPGC ($x_g = 89,9$; $x_g = 97,1$)

und F(H)PGC ($x_s = 87,0$; $x_e = 91,3$). Ein ähnlicher Wert für x_e findet sich bei (F)H(PGC), nämlich 80,9.

Die Unterschiede zwischen (FH)PGC und (F)HPGC bzw. F(H)PGC sind signifikant.

Das Ausschalten von F und H gemeinsam verschlechtert die Leistung erheblich mehr, als das Ausschalten eines der beiden Gelenke allein. Auf der schiefen Ebene ist H allein zu derselben Genauigkeit befähigt, wie PGC zusammen. Das unterstreicht die Bedeutung von H und gibt gleichzeitig einen Hinweis darauf, daß die Prozentzahlen für die Beteiligung der einzelnen Gelenke an der Gesamtleistung des Tieres, wie sie auf S. 523 aus den Versuchen, bei denen nur ein Gelenk frei war, abgeleitet wurden, nur als relative, nicht aber als absolute Werte genommen werden dürfen. Sie gelten nur für den Vergleich der Leistung der Gelenke, wenn jeweils nur eines der Orientierung dient.

Verklebung von Fühler-, Hals- und Coxengelenken [(FH)PG(C)]:

Ergebnisse nach 24 Std: $s = 168$; $x_s = 62$; $\epsilon_0 = 22$; $x_e = 78,6$. Vergleichbare Ausschaltungskombinationen, nach 24 Std: (FH)PGC ($x_s = 81,3$; $x_e = 81,5$); (FH)P(GC) ($x_s = 51,6$; $x_e = 77,4$); (FHP)G(C) ($x_s = 35,8$; $x_e = 65,8$). Ähnliche Werte finden sich bei (F)H(PGC) ($x_s = 61,1$; $x_e = 80,9$).

Bei den Spuren sind die Unterschiede zwischen (FH)PG(C) und den Vergleichswerten signifikant. Bei den Grenzwinkeln ist nur der Unterschied zwischen (FH)PG(C) und (FHP)G(C) gesichert.

Wenn P und G frei sind, so liegt die Leistung auf der Vertikalen deutlich höher, als wenn P oder G allein frei sind, nahe der Horizontalen nur höher als bei G allein. Der Vergleich mit (FH)PGC zeigt, daß die zusätzliche Ausschaltung von C den Leistungswert bei den Spuren drückt. H leistet allein bei Grenzwinkeln und Spuren Ähnliches, wie P und G zusammen [s. auch oben unter (FH)PGC].

Verklebung von Petiolus- und Gastergelenken [FH(PG)C]:

Ergebnisse nach 24 Std: $s = 119$; $x_s = 87,1$; $\epsilon_0 = 10$; $x_e = 92,4$. Vergleichbare Ausschaltungskombinationen, nach 24 Std: FH(P)GC ($x_s = 90,4$; $x_e = 92,4$); FHP(G)C ($x_s = 93,6$; $x_e = 97,1$). Ähnliche Werte finden sich bei F(H)PGC ($x_s = 87$; $x_e = 91,3$) und FHPG(C) ($x_s = 88,7$; $x_e = 92,4$).

Die Unterschiede zwischen FH(PG)C und FHP(G)C sind bei Spuren und Grenzwinkeln signifikant; die zwischen FH(PG)C und FH(P)GC nicht.

Wird zu P noch G ausgeschaltet, so verschlechtert das die Leistung nicht. Das spricht wieder deutlich für das geringe Gewicht von G. Die Ausschaltung von H allein wirkt ganz ähnlich wie die von P und G zusammen, ebenso die Ausschaltung von C allein.

Verklebung von Petiolus-, Gaster- und Coxengelenken [FH(PGC)]:

Ergebnisse nach 24 Std: $s = 141$; $x_s = 73,6$; $\epsilon_0 = 12$; $x_e = 90,1$. Vergleichbare Ausschaltungskombinationen, nach 24 Std: (F)H(PGC) ($x_s = 61,1$; $x_e = 80,9$); F(HP C) ($x_s = 50,4$; $x_e = 71,6$); FH(PG)C ($x_s = 87,1$; $x_e = 92,4$). Ein ähnlicher Wert findet sich bei F(H)PGC: $x_e = 91,3$.

Zwischen FH(PGC) und den Vergleichswerten sind alle Unterschiede signifikant außer dem zum Grenzwinkelwert von FH(PG)C, der zweifelhaft gesichert ist ($P = 0,02$).

Wenn F und H zusammen frei sind, leisten sie beträchtlich mehr als F oder H allein, jedoch weniger, als wenn FHC zusammen frei sind. Die Ausschaltung von H allein, schädigt ähnlich wie die Ausschaltung von PGC zusammen. Aus diesen Mehrfachausschaltungen mit mehreren freien Gelenken wird einerseits klar, daß die *Schwereorientierungsleistung um so größer ist, je mehr Gelenke frei sind und je höher die freien Gelenke in der oben aufgestellten Bewertungsskala stehen*. Andererseits wird ebenso klar, daß die *Leistung von mehreren freien Gelenken nicht die Summe der Leistungen einzelner Gelenke*, wie sie aus den Versuchen mit einem freien Gelenk ermittelt wurden, darstellt. Eine dem Leistungsoptimum (Normaltier) zu fast 90% entsprechende Schwereorientierung ist nicht nur mit allen Gelenken gemeinsam möglich, es genügen dazu auch vier (gleich welche) von den fünf Bf.-tragenden Gelenksystemen, ja sogar drei und — wenn Fühler- und Halsgelenke gemeinsam frei sind — auf der schiefen Ebene sogar diese zwei. Die „Wertigkeit“ der Gelenke ist offensichtlich keine vorgegebene Größe; sie hängt vielmehr von der Zahl der noch freien Gelenke ab. Zum Vergleich der Bedeutung der einzelnen Gelenke für die Schwereorientierung eignen sich daher am besten die Versuche, bei denen nur noch ein Gelenk frei ist.

Die Ameisen können also ohne größere Störung zeitweilig auf einen Teil ihrer Schweresinnesorgane verzichten. Vielleicht ist das sogar beim Tragen von Lasten — was einer Ausschaltung des Halsgelenkes für die Schwereorientierung entsprechen könnte — oder auch beim Lauf des intakten Tieres, bei dem möglicherweise die Coxalgelenke nicht zur Schwererezeption herangezogen werden, auch unter natürlichen Bedingungen der Fall.

g) Zusammenfassung aller Ergebnisse über die Bedeutung der einzelnen Gelenke (= Bf.-Systeme) von *Formica* für die Schwereorientierung.

1. Das Halsgelenk H leistet stets am meisten und zwar, genau so wie das Petiolusgelenk P und das Fühlergelenk F, auf der Vertikalen etwa dasselbe wie auf der schiefen Ebene. Gastergelenk G und die Coxalgelenke C dagegen leisten für die Schwereorientierung nahe der Horizontalen weit mehr, als auf der Vertikalen.

Es sei nochmal daran erinnert, daß nahe der Horizontalen für die Schwereorientierung die Hauptschwierigkeit darin besteht, die Neigungsrichtung der schiefen Ebene zu erkennen, während auf der Vertikalen die Orientierungsleistung um so besser ist, je weniger die Laufspur von der in bezug auf die Schwerkraft eingeschlagenen Richtung abweicht.

2. Die Leistungsfähigkeit eines Gelenkes für die Schwereorientierung wird durch die Zahl und Länge der Borsten der an ihm ausgebildeten Bf., sowie auch durch die Art der Anordnung der Bf. am Gelenk bestimmt.

3. Der Ausfall eines Gelenkes bedeutet stets eine gewisse Schädigung der Orientierungsfähigkeit, die bei (H) oder (H) + (1) oder (H) + (2)

am größten ist. Solange aber noch drei bis vier freie Gelenke vorhanden sind, vermögen diese den Verlust der Bf. der festgelegten Gelenke fast vollständig zu ersetzen.

H allein leistet mindestens so viel wie $P + G$, fast soviel wie $P + G + C$. Sind die anderen Gelenke frei, so wirkt die Ausschaltung von P und G zusammen, wie die Ausschaltung von P allein. Die Schädigungen durch Ausschalten von F oder P oder C allein haben etwa die gleiche Größenordnung.

5. Die Genauigkeit der Orientierung nach der Schwerkraft

Die große Zahl der bei Ameisen im Dienst der Schwerezeption stehenden Bf. läßt beim Normaltier einen hohen Grad der Genauigkeit

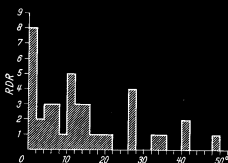


Abb. 38. Abweichung der neuen Laufrichtung von der alten nach einer Rückdrehreaktion. Abszisse: Abweichung in Grad. Ordinate: Zahl der gemessenen Rückdrehreaktionen

bei der Schwereorientierung erwarten. Als Maß dafür kann auf der vertikalen Lauflfläche die Genauigkeit der RDR und auf der schiefen Ebene der Grenzwinkel dienen.

a) Negativ geotaktisch laufende Tiere werden genau um 180° gekippt und die Laufspur wird kontinuierlich vor und nach dem Kippen aufgezeichnet. Ausgemessen wird, um wieviel Grad die mittleren Laufrichtungen des Laufes vor bzw. nach dem Kippen vonein-

ander abweichen. Aus 40 Messungen an Spuren von sechs Normaltieren ergibt sich ein mittlerer Abweichwinkel von etwa 14° . Die Häufigkeitsverteilung der Abweichwinkel ist aus Abb. 38 ablesbar.

Bemerkenswerterweise fand BARNES (1929), der bei *Crematogaster* von mehreren Tieren eine größere Zahl von positiv geotaktischen Läufen aufgezeichnet hat, daß diese Läufe eine mittlere Abweichung von $15,8^\circ$ von der genau senkrechten Richtung zeigten, ein Wert, der gut mit dem meinen für die Genauigkeit der RDR übereinstimmt.

Einen weiteren Hinweis auf die erstaunliche Genauigkeit der Schwereorientierung von *Formica* gibt die Tatsache, daß die 100 mm mittlerer Laufrichtung von Normaltieren durchschnittlich in 104 mm Spurlänge durchlaufen werden. Die Tiere laufen also beinahe auf einer Geraden. In Einzelfällen kommen sogar Spurstücke vor, die genau gerade sind, deren Spurlänge also 100 mm beträgt.

b) Auf der schiefen Ebene können Normaltiere im Durchschnitt die Richtung der Schwerkraft solange erkennen, als der Neigungswinkel

der Ebene $3,5^\circ$ nicht unterschreitet (Mittel von 20 Tieren). Der Extremwert war $\varepsilon_0 = 2,5^\circ$.

Diese Leistung ist ebenfalls erstaunlich hoch. v. FRISCH (briefl.) fand bei Bienen Werte, die in die gleiche Größenordnung fallen: Bienen können auf einer Wabe, die nur 5° steiler als die Horizontale steht, noch schwereorientiert tanzen, wenn auch mit großer Streuung. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie die negativ oder positiv geotaktische Richtung noch bei etwas kleineren Winkeln erkennen können.

Nach BÜCKMANN (1955) bevorzugt der Raubkäfer *Dyschirius nitidus* aufwärts führende Grabrichtungen, wenn die Glasplatten, zwischen denen er gräbt, nur 3° gegen die Horizontale ansteigen.

Auf die biologische Bedeutung der Genauigkeit der Schwereorientierung wird im letzten Abschnitt eingegangen.

V. Kompensation von Ausschaltungsschäden und die Ergebnisse von Schiefverklebungen

Wenn man bei *Formica*-Arbeiterinnen durch Verkleben von Gelenken oder Abschneiden von Körperteilen einen Teil der Schweresinnesorgane funktionsunfähig macht, so wird erst nach einiger Zeit der bei dieser Ausschaltungskombination mögliche Höchstwert der Schwereorientierungsleistung erreicht. Von den geradeverklebten oder durch Abschneiden eines Gelenkes beraubten Tieren, die aber noch mindestens ein Gelenk frei haben, können alle außer (FHPG)C (s. S. 533) bereits nach 1 Std Wartezeit laufen. Die Leistungssteigerung im Laufe der Zeit wurde bei einigen Ausschaltungskombinationen an den Grenzwinkeln und zum Teil auch an den Spuren genauer verfolgt.

1. Versuche an geradeverklebten Tieren

Bei diesen Tieren wurden die Gelenke, so gut als möglich, in der Normallage oder doch wenigstens möglichst symmetrisch festgelegt. Die Schwereorientierungsleistungen der in Abhängigkeit von der Zeit geprüften Ausschaltungskombinationen sind in Abb. 39 zusammengefaßt.

Sicherung der Unterschiede:

(F)HPGC: Alle Unterschiede außer dem zwischen den Werten nach 6 und 24 Std sind signifikant.

(H)PGC: Alle Unterschiede sind signifikant.

FH(PG)C: Die Unterschiede zwischen den Werten nach 1 und 2 Std sind schwach ($P = 0,005$), nach 1 und 3 Std gut, nach 2 und 24 Std schwach ($P = 0,005$), nach 3 und 24 Std nicht gesichert.

(FHPG)C Grenzwinkel. Die Unterschiede zwischen den Werten nach 6 und 12 bzw. 12 und 24 Std sind zweifelhaft gesichert ($P = 0,055$ bzw. $0,017$); der nach 24 und 48 Std ist ungesichert. Alle anderen Unterschiede sind gesichert.

Spuren: Die Unterschiede der Werte nach 1 und 3 ($P = 0,017$), 3 und 6 ($P = 0,035$) und 6 und 24 Std ($P = 0,02$) sind zweifelhaft gesichert. Der zwischen den Werten nach 1 und 6 Std ist gut gesichert; ungesichert ist der Unterschied der Werte nach 12 und 24 bzw. nach 24 und 48 Std.

Bei zwei Tieren vom Ausschaltungstyp (FH)PGC wurden 8 Std lang in kurzen Abständen (s. Abb. 40), von der Ausschaltung an, die Grenzwinkel auf der schiefen Ebene bestimmt. Nach 4—5 Std wird ein konstantes Niveau erreicht.

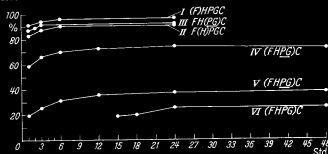


Abb. 39. Schwereorientierungsleistung einiger Ausschaltungskombinationen in Abhängigkeit von der Zeit, die seit der Ausschaltung verstrichen ist (— Wartezeit). Abszisse: Wartezeit in Stunden. Ordinate: Leistungsfähigkeit in Prozent der Leistung des Normaltieres. I. Grenzwinkelbestimmung von (F)HPGC. II. Grenzwinkelbestimmung von F(H)PGC. III. Grenzwinkelbestimmung von FH(PG)C. IV. Grenzwinkelbestimmung von (FH)PGC. V. Spurenvermessung von (FH)PGC. VI. Spurenvermessung von (FH)PGC.

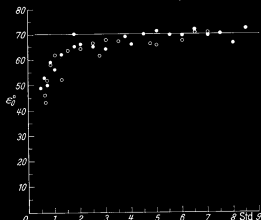


Abb. 40. Schwereorientierungsleistung von zwei Individuen (● und ○) von (FH)PGC in Abhängigkeit von der Wartezeit. Werte aus Grenzwinkelbestimmungen. Abszisse: Wartezeit in Stunden. Ordinate: Leistungsfähigkeit in Prozent der Leistung des Normaltieres. Ausgezogene Linie: Mittelwert des Grenzwinkels von 20 Tieren dieser Ausschaltungskombination nach 24 Std Wartezeit.

Aus allen zeitabhängigen Beobachtungen der Schwereorientierungsleistung an Kollektiven wie an Einzeltieren ergibt sich, daß

1. die Tiere unmittelbar nach der Ausschaltung weniger leisten als später,

2. der später erreichte Maximalwert der Leistung nicht mehr überschritten wird, also keine Kompensation bis zur Leistung des Normaltieres eintritt (was der Fall wäre, wenn der Ausfall eines Bf. ganz und gar ersetzt werden könnte),

3. die Zeit, die verstreicht, bis ein Tier das Maximum erreicht, abhängig ist von Zahl und Art der ausgeschalteten Gelenke,

4. sich die Leistung dem Maximalwert erst rasch, dann immer langsamer nähert, d. h. exponentiell ansteigt.

2. (FHPG)C

Als Sonderfall müssen hier Ameisen angeführt werden, bei denen Hals und Fühler festgelegt und Petiolus und Gaster abgeschnitten sind. Da Tiere mit abgeschnittenem Hinterleib nicht lange leben, wurde folgendermaßen gearbeitet: F und H wurden festgelegt und 1, 3, 6, 12, 15, 18, 24 und 48 Std nach dieser Verklebung wurde jeweils einem Teil der so vorbereiteten Tiere der Hinterleib abgeschnitten und nach einer weiteren Viertelstunde wurde die Spur aufgezeichnet.

Ergebnisse s. Abb. 39 VI. Die Unterschiede zwischen den Werten nach 15 und 18 bzw. 24 und 48 Std sind ungesichert. Die anderen Unterschiede sind signifikant.

Zum Vergleich sei der erreichte Höchststand von (FHPG)C noch einmal angeführt: er betrug $x_s = 38,6$.

Wird also einem Tier, dem vor 1—12 Std F und H festgelegt wurden, der Hinterleib abgeschnitten, so zeigt es keine Orientierungsfähigkeit; geschieht das aber 15 Std nach der Verklebung, so ist es orientiert; die Orientierungsleistung steigt bis etwa 24 Std nach der Verklebung leicht an und bleibt dann gleich.

Diskussion. Die Ergebnisse scheinen mir nur durch die Annahme erklärbar, daß Versuchstiere, denen F und H genommen werden, sich für die Schwereorientierung mit der Zeit immer mehr auf P, G und C umstellen. Ist die Umstellung auch auf C stark genug gediehen, so kann das Tier trotz des Wegfalls von P und G schwereorientiert laufen. Tiere, denen FHPG verklebt, nicht abgeschnitten wurden, laufen frühestens ab 48 min nach der Verklebung orientiert, unabhängig davon, wie lange vorher F und H verklebt waren. Wenige Minuten nach der Verklebung von PG geprüft — was der wenige Minuten nach dem Abschneiden erfolgten Prüfung von (FHPG)C entspricht —, laufen die Tiere mit festgelegtem Hinterleib unorientiert. Die Erklärung dafür wird nach der Besprechung der folgenden Versuche gegeben.

3. Versuche an Tieren mit schief verklebten Gelenken

Kopf und Hinterleib können nicht nur in möglichst symmetrischer Normallage sondern auch mehr oder minder stark um die Körperhochachse verdreht festgelegt werden. Der Kopf wurde bei starker Verdrehung noch dazu etwas um die Körperlängsachse verdreht. Der Grad der Verdrehung wurde nicht quantitativ bestimmt.

Die qualitativen Ergebnisse (s. auch Tabelle 4);

Kopf leicht schief festgelegt: orientiert nach 1 Std.

Kopf stark schief festgelegt: nach 1 Std unorientiert,
nach 24 Std orientiert.

Das gleiche gilt, wenn zu H auch noch F festgelegt wird.

Hinterleib schief festgelegt: orientiert nach 1 Std.

Hinterleib und Kopf nach der gleichen Seite mäßig abgelenkt festgelegt (gleichsinnige Schiefverklebung): noch nach 48 Std, d. h. dauernd unorientiert.

Hinterleib nach der einen, Kopf nach der anderen Seite mäßig abgelenkt festgelegt (gegensinnige Schiefverklebung): nach 6 Std sind 7 von 10 Tieren orientiert.

Die quantitativen Ergebnisse:

(FH)PGC: Kopf stark verdreht	nach 24 Std x_s : 62,3
	nach 40 Std x_s : 76,2
Kopf in Normalstellung	nach 24 Std x_s : 81,3
FH(PG)C: Hinterleib stark verdreht	nach 3 Std x_s : 79,0
Hinterleib in Normalstellung	nach 3 Std x_s : 86,3
(FHPG)C: Gegensinnige Schiefverklebung	
von Kopf und Hinterleib	nach 6 Std x_s : 20,4
Verklebung in Normalstellung	nach 6 Std x_s : 31,7.

Schiefverklebte Tiere brauchen also länger bis sie orientiert laufen können — soweit sie es überhaupt noch können —, als geradeverklebte. Sie erreichen außerdem ein niedrigeres Maximum. Letzterer Effekt tritt vielleicht nach sehr langen Wartezeiten nicht mehr auf. Da die verklebten Tiere aber nicht fressen, sind sie nicht so lange testfähig. Werden Kopf und Hinterleib stark gleichsinnig verbogen, so bleiben die Tiere orientierungsunfähig. Bei gegensinniger Schiefverklebung scheinen sich die Wirkungen der beiden Abbiegungen etwas auszugleichen, denn die Tiere laufen ab 6 Std nach der Verklebung orientiert, wenn ihre Leistung auch sehr viel geringer als die von Geradeverklebten ist.

4. Diskussion: Die teilweise Kompensation nach der Ausschaltung von Gelenken

Zunächst sei theoretisch erläutert, wie man sich die Kompensation von Ausschaltungsschäden in diesem Falle vorstellen kann. An Hand der Ergebnisse soll diese Theorie dann bewiesen werden.

1. Bei dem Verkleben wird — da nie ganz genau in Normalstellung festgelegt werden kann, bzw. da es keine Normalstellung gibt (F, C) —, eine störende Dauerafferenz erzeugt, die unsymmetrisch von den Bf. kommt und nichts mit einer Schrägstellung des Körpers im Raum zu tun hat: Falschmeldung durch Verkleben.

2. Mit dem Festlegen eines Gelenkes werden die Bf. eines Gelenkes für die Wahrnehmung der Stellung des Körpers im Raum funktionsunfähig gemacht, da die Schwerkraft an diesen Gelenken keine Stellungenänderungen mehr bewirken kann.

Die störende Dauerafferenz (Falschmeldung) ist verschieden groß, je nachdem, wie stark abgelenkt das Gelenk festgelegt wird. Der zweite Effekt (Ausschaltung der Bf.) bleibt stets der gleiche.

Ich nehme an, daß die Falschmeldung im Laufe der Zeit zum großen Teil, wenn nicht sogar ganz, annulliert wird; d. h., wenn sie nicht zu

groß ist, beeinflußt sie das Verhalten nach einiger Zeit nicht mehr.

Für diese Theorie der Kompensation sprechen die folgenden experimentell festgestellten Tatsachen:

Je schiefer die Verklebung, desto länger dauert es, bis eine Orientierungsfähigkeit wieder auftritt und bis das konstante Leistungsniveau erreicht wird. Je mehr Gelenke schief verklebt werden, desto größer sind die Schäden; wenn Kopf und Hinterleib gleichsinnig stark schief verklebt werden, sind die Tiere sogar nach 48 Std noch unorientiert. Offensichtlich wird nicht die ganze Falschmeldung annulliert, denn die stark schiefverklebten Tiere erreichen das Maximum der geradeverklebten nicht.

Bei geradeverklebten Tieren, bei denen die Falschmeldung am geringsten sein mußte, wird nach relativ kurzer Zeit, bestimmt von Zahl und Art der ausgeschalteten Gelenke, ein konstantes Leistungsniveau erreicht, dessen Höhe vom zweiten Effekt, dem Ausfall der Schweresinnesorgane abhängt. Aus der Reihe fällt F, dessen Festlegung offensichtlich keine Falschmeldung von größerem Einfluß auf das Verhalten hervorruft, obwohl die Fühler stets in ganz unnatürlicher Stellung festgeklebt werden müssen. Dafür vermag ich keine Erklärung anzugeben, es sei denn, die Fühler sind normalerweise, wenn noch andere Bf.-tragende Gelenke frei sind, für die Schwereorientierung nicht von großer Bedeutung.

Die beste Stütze für diese Kompensationstheorie liefert die Tatsache, daß Tiere mit abgeschnittenem Abdomen nach 3 Std auf der Vertikalen mehr leisten, als Tiere mit festgelegtem Abdomen. Der Grund dafür kann nur sein, daß es beim Abschneiden keine Falschmeldung gibt! Die geringe Bedeutung von C auf der Vertikalen verhindert dabei, daß sich die Schwerpunktsverlagerung des Körpers, die sich besonders über die Coxengelenke leistungsverschlechternd auswirkt, dem Effekt der fehlenden Falschmeldung so stark überlagert, daß die durch letzteren bedingte Leistungsverbesserung nicht mehr erkennbar ist. Das ist jedoch bei dem parallelen Grenzwinkelversuch der Fall, was wegen der größeren Bedeutung von C nahe der Horizontalen (s. S. 522) nicht verwundert:

FH(PG)C nach 3 Std x_g 86,3 x_e 91,9

FH(PG)C nach 3 Std x_g 89,2 x_e 78,6.

Die Unterschiede sind gesichert.

Wird Versuchstieren 15 Std nach der Verklebung von F und H das Abdomen abgeschnitten, so laufen sie zwar schlechter als jene, denen man nach gleicher Vorbehandlung des Abdomen festlegt, da beim Festlegen die Coxen bei normaler Gewichtsverteilung arbeiten können, während sie beim Abschneiden eine viel schwierigere Situation der Gewichtsverteilung, an die sich anzupassen sie keine Zeit hatten, zu bewältigen haben. Daß aber durch das Fehlen der Falschmeldung eine

Leistungsverbesserung eintritt, wird daraus klar, daß (FHPG)C bis zur Orientierungsfähigkeit nach dem Abschneiden des Hinterleibes nur wenige Minuten braucht, während (FHPG)C dazu nach dem Festlegen 48—60 min Wartezeit benötigt. (Der Unterschied ist gesichert.)

Ergebnis: *Der Ausfall eines oder mehrerer Gelenke kann nicht kompensiert werden: das Fehlen ihrer Bf. verschlechtert die Schwereorientierung irreversibel, wenn auch bei Ausfall von nur einem oder zwei Gelenken, nicht sehr stark. Die durch das Festlegen der Gelenke zwangsweise auftretende Falschmeldung der Bf. kann — wenigstens zum großen Teil — im Laufe der Zeit kompensiert werden.*

Diese Befunde entsprechen in gewissem Sinne den Ergebnissen von SCHOEN (1950) an Fischen: Auch bei diesen Tieren kann der Ausfall eines Utriculus für die Schwereorientierung nicht ausgeglichen werden. Daß der Ausfall der Automatie, die von dem Sinnesepithel dieses Utriculus ausgeht, zentral kompensiert werden kann, ist jedoch *nicht* mit der Kompensation zu vergleichen, die bei meinen Ameisen die Falschmeldung unwirksam werden läßt, denn nach THURM (in Vorbereitung) zeigen die Bf. der Honigbiene keine Ruheaktivität.

VI. Gesamtergebnis über die Funktion der Borstenfelder als Schweresinnesorgane von *Formica polyctena*

Als Rezeptoren für die Schwerkraft dienen bei *Formica polyctena* Bf. an Fühler-, Hals-, Petiolus-, Gaster- und Coxalgelenken. Eine Mitwirkung der Bf. an den Trochanteren, des Johnstonschen Organs, von Spannungsrezeptoren der Muskulatur und möglicherweise auch anderer Sensillen bei der Schwererezeption ist nicht ausgeschlossen; deren Anteil ist aber — vielleicht mit Ausnahme des Johnstonschen Organes — unbedeutend im Verhältnis zu dem der Bf.

Jedes der fünf Gelenksysteme F H P G C ist allein befähigt einen schwereorientierten Lauf auf der vertikalen Lauffläche zu steuern, sowie auf schiefer Ebene bis zu gelenkspezifischer Grenzneigung über der Horizontalen die Richtung des Schwerkraftvektors zu erkennen. Von F genügt ein Fühler, von C die Meso- und Metacoxen.

Sowohl auf der Vertikalen, wie auch auf der schiefen Ebene geringer Neigung leistet H am meisten, es ist also am wichtigsten für die Schwereorientierung. Es folgen — in nicht ganz eindeutiger Reihenfolge — P, F und C. G leistet am wenigsten.

C und G leisten für den Schweresinn auf der Vertikalen weniger als nahe der Horizontalen; ihr Anteil an der Gesamtleistung des Tieres dürfte je nach der Neigung der Lauffläche variieren. F und H, wahrscheinlich auch P, leisten auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen etwa gleich viel.

Die Schwereorientierungsleistung hängt von der Borstenzahl, der Borstenlänge, der Art der Anordnung der Bf. und möglicherweise von zentralen Bestimmungsfaktoren ab, die die Inanspruchnahme der einzelnen Gelenke variieren können.

Das Schwererezeptionssystem der Ameisen besitzt mehrere Fühlglieder, von denen das eine oder andere auch funktionsunfähig sein kann, ohne daß die Orientierungsleistung stark absänke.

Von Ausschaltungsschäden wird wahrscheinlich nur die durch das Festlegen bedingte Falschmeldung, nicht aber der Verlust eines Schweresinnesorganes kompensiert.

VII. Luftströmungsrezeptoren an den Fühlern von Ameisen; Diskussion der Ergebnisse von Barnes und Vowles über die Schwererezeptoren der Ameisen

Der Schweresinn von Ameisen wurde bereits früher von BARNES (1929, 1930) und von VOWLES (1954) untersucht.

A. BARNES ließ *Crematogaster* und *Lasius* auf schiefer Ebene von wechselndem Neigungswinkel schwereorientiert laufen. Der Abweichwinkel der Laufrichtung von der Horizontalen wurde gemessen. Es wird behauptet, daß die schwereorientierten Tiere nur positiv oder negativ geotaktisch laufen können. Je flacher die schiefe Ebene steht, desto größer wird die Abweichung der Laufrichtungen von der Lotrechten. Das wird dadurch erklärt, daß die Schwerkraftwirkung durch Muskelspannungssinnesorgane wahrgenommen wird (Muskelzugtheorie der Schwereorientierung von Tieren ohne Statocysten: CROZIER u. STIER 1928, 1929). Die Tiere sollen sich jeweils so einstellen, daß ein bestimmter Schwellenwert asymmetrischen Muskelzuges nicht überschritten wird („Schwerezugbegrenzung“: PRECHT 1940). Sie suchen die stabilste Lage auf; deren Wahrnehmung erfolgt um so leichter, je steiler die Lauffläche steht.

Gegen die letzte Behauptung ist zu sagen, daß die Ameisen nicht nur in stabilster Lage, sondern geomenotaktisch in jeder beliebigen Lage orientiert laufen können (VOWLES 1954). Daß nicht Spannungsrezeptoren, sondern Bf. die hauptsächlich Schwererezeptoren sind, wurde oben (S. 508) bewiesen. BARNES Experimentalergebnisse stehen zur Bf.-Theorie der Schwereorientierung nicht im Widerspruch; mit flacher werdender, schiefer Ebene nimmt die Scherkomponente der Schwerkraft, die die Art der Reizung der Bf. hauptsächlich bestimmt, ab; die Information, die von den Bf. über die Richtung der Schwerkraft zum ZNS kommt, wird geringer, die Schwereorientierung wird schwieriger, die Läufe werden kurvenreicher, die Streuung um die negativ oder positiv geotaktische Orientierungsrichtung daher größer.

B. VOWLES glaubte, die Schweresinnesorgane der Ameisen in den Johnstonschen Organen der Fühler nachgewiesen zu haben. Seine Versuchstiere waren *Myrmica laevinodis* und *ruginodis*. Er suchte die Rezeptoren an den Gelenken, indem er Eisenspäne an Gaster, Thorax, Kopf oder Fühler klebte, die Tiere nach der Schwerkraft orientiert laufen ließ, und dann mit einem Magneten die gelenkenden Teile gegeneinander auslenkte. Das Ergebnis: Er erhielt eine Einstellung in eine neue Richtung nur, wenn die Antennen im Funiculus gegen den Scapus

ausgelenkt wurden. Daraus schloß er, daß das Johnstonsche Organ das Schweresinnesorgan der Ameisen ist.

Diese Versuche müssen diskutiert werden. Zuerst ein Experiment, das VOWLES nicht versuchte: *Myrmica laevinodis* läuft nach meinen Ergebnissen ohne Fühler hervorragend schwereorientiert und zwar schon unmittelbar nach dem Abschneiden der Fühler! Die Johnstonschen Organe sind also für die Schwereorientierung der Ameisen nicht nötig.

Zwei Fragen sind zu klären: Warum bewirkte die Ablenkung des Kopfes oder des Abdomens keine Neueinstellung? Und warum bewirkte die Ablenkung der Fühler eine Neueinstellung?

a) Ich habe in den oben beschriebenen Versuchen gezeigt, daß die Falschmeldung nur eines Gelenkes, auch des so wichtigen H, die Orientierung nach der Schwerkraft nur wenig verschlechtert, da die freien Gelenke eine gute Schwereorientierung gewährleisten.

VOWLES gibt an, die Ameisen hielten nach dem Verdrehen des Kopfes oder des Abdomens manchmal im Lauf inne und machten Angriffsbewegungen: Vielleicht wird die Störung am Hals- oder Hinterleibsgelenk allein also so aufgefaßt, als würde durch einen Angreifer Abdomen oder Kopf verdreht.

Bei VOWLES Versuchen ist im Tier der durch das Ablenken mit dem Magneten verursachten, zentripetalen Bf.-Afferenz keine Efferenz, kein „Drehkommando“ (MITTELSTAEDT 1961) vorausgegangen. Es ist aber einleuchtend, daß nur gleichsinnig von allen Gelenken kommende Reafferenzen bzw. Exafferenzen, wie sie die Schwerkraft erzeugt, der Informationsverarbeitung für die Schwereorientierung unterliegen, nicht aber Exafferenzen, die nur an einem Gelenk angreifen.

b) Es ist unwahrscheinlich, daß die — geringe — Beteiligung des Fühlers an der Schwereorientierung der Grund dafür war, daß seine Ablenkung eine Neueinstellung bewirkte. Das widerspräche auch dem eben Erläuterten. Man muß sich fragen, ob nicht durch die Ablenkung des Fühlers ein anderer Orientierungsmechanismus angesprochen wurde. BIRUKOW (1958) fand, daß bei *Geotrupes* die Antennen die Rezeptoren für die Wahrnehmung der Strömungsrichtung der Luft tragen. Im Prinzip das gleiche fanden BURKHARDT u. SCHNEIDER (1957) bei *Calliphora* und HERAN (1957) bei *Apis*. Trügen auch bei Ameisen die Fühler an den Gelenken Luftströmungsrezeptoren (bei *Calliphora* und *Apis* sind es die Johnstonschen Organe), so wäre eine Änderung der Laufrichtung der im Dunklen nach der Schwerkraft orientierten Tiere auf Ablenkung der Fühler hin verständlich¹. Ändern doch solche Tiere ihren Kurs auch, wenn man sie plötzlich von der Seite beleuchtet.

¹ Erst nach Abschluß meiner Untersuchungen erfuhr ich, daß auch BÜCKMANN (1962) diese Möglichkeit für die Erklärung der Ergebnisse von VOWLES in Betracht zieht.

c) Die Annahme ließ sich durch die folgenden Versuche an *Formica polyctena* und *Myrmica laevinodis* beweisen.

1. Normaltiere von *Formica* werden auf einen mit Filtrierpapier bedeckten Tisch gesetzt und von einer Seite her beleuchtet. Die Ameisen laufen auf das Licht zu. Von einer Druckluftleitung wird über einen Schlauch mit am Ende eingesteckter, fein ausgezogener Pipette ein sehr feiner Luftstrahl von regulierbarer Stärke auf das Tier gerichtet. Werden die positiv phototaktischen Tiere mit einem schwachen Luftstrom angeblasen, so lenken sie ihren Lauf in eine zwischen Licht- und Windquelle führende Richtung. Der Luftstrom ist für menschliche Geruchsorgane duftfrei. Stark duftendes Jasminöl in unbewegter Luft lenkt die Ameisen von ihrem Fluchtlauf nicht ab. Verschiedene Duftsorten im Luftstrom ändern die beobachtbaren Effekte nicht.

Beim Anblasen ist stets eine Ablenkung der Fühlergeißeln gegen den Schaft und des Schaftes gegen den Kopf zu sehen; solange das Anblasen anhält, sind die Geißelspitzen außerdem in zitternder Bewegung. Von der Seite angeblasen sind die Geißeln deutlich asymmetrisch abgelenkt.

2. Bei geblendeten Tieren, die völlig unorientiert, bei diffuser Beleuchtung von oben, herumkreisten, erzeugte jedes Anblasen — ob schwach oder stark — stets ein in bezug auf die Windquelle orientiertes Laufen, entweder positiv oder negativ anemotaktisch. Wurde nur der Gaster mit sehr feinem Strahl angeblasen, so reagierten die Ameisen anfangs nicht; nach einiger Zeit begannen die Tiere sich herumzudrehen und zu suchen; wahrscheinlich wurden durch Turbulenz auch die Fühler von der strömenden Luft beeinflusst. Wurde jedoch die Antenne angeblasen, so wendeten sich die Tiere sofort zur oder von der Windquelle.

3. Werden zum Gegenversuch den Lichtorientierten die Antennen abgeschnitten, so laufen die Tiere trotz des seitlichen Anblasens unbeirrt zum Licht weiter. Geblendete Tiere ohne Fühler laufen auch unter Windeinfluß weiterhin unorientiert.

4. Werden geblendete Ameisen, die auf der vertikalen Lauffläche negativ geotaktisch laufen, von der Seite angeblasen, so ändern sie ihre Richtung. Anblasen des Gasters hat keinen unmittelbaren Effekt, selbst wenn der Gaster deutlich sichtbar abgelenkt wird (das entspricht VOWLES Magnetablenkungsergebnissen). Anblasen der Fühler hat eine unmittelbare Neueinstellungswirkung. Es werden vor allem Richtungen zwischen der Lotrechten und der Windrichtung aufgesucht; wenn der Luftstrom stärker ist, laufen die Tiere auch schräg von der Windquelle weg.

5. Werden geblendeten Ameisen die Fühler abgeschnitten, so laufen sie auf der Vertikalen tadellos negativ geotaktisch. Seitliches Anblasen hat nun aber keinen Neueinstellungseffekt.

Damit scheint mir bewiesen, daß die Ameisen *Formica polyctena* und *Myrmica laevinodis* die Richtung von Luftströmungen mit Hilfe der Fühler wahrnehmen; welche Rezeptoren beteiligt sind, wurde nicht untersucht; es kommen in erster Linie die Johnstonschen Organe und die Bf. an Scapus und Pedicellus in Frage.

VOWLES Ergebnisse bei Ablenkung der Fühler von *Myrmica* mit einem Magneten lassen sich zwanglos so erklären, daß die Tiere sich nicht „geotaktisch“ neuinstellten, weil ihre Schweresinnesorgane eine andere Raumlage meldeten, sondern daß sie einer Resultanten aus geotaktischer und „pseudoanemotaktischer“ Orientierung folgten.

Das bedeutet, daß die Ergebnisse früherer Untersucher der Schwereorientierung der Ameisen, die diese Forscher zu anderen Annahmen über die Schwerkraftrezeptoren veranlaßten, meine Ergebnisse ergänzen, ihnen aber nicht widersprechen.

VIII. Quantitative Untersuchungen über die Verlagerung der Körperteile im Schwerfeld und die Kontrolle ihrer Stellung

1. Hypothese

Bisher wurde gezeigt, daß bei *Formica* Bf. an mehreren Gelenken zur Wahrnehmung der Schwerkraft dienen; der Anteil der einzelnen Gelenke an der Orientierungsleistung des Tieres und die Kompensationserscheinungen nach Ausfall von Gelenken wurden analysiert.

Das Verständnis der damit weitgehend geklärten Physiologie der Schwererezeption bei Ameisen ließe sich noch weiter vertiefen (und die Beweise für die Schwererezeption mit Bf., die die Lage von Körperteilen registrieren, weiter ergänzen), wenn wir abschließend noch nach der Art der Information fragen, die das ZNS von den Bf. über die Lage des Tieres im Raum erhalten kann. Sind die Veränderungen der Stellung der Körperteile unter dem Einfluß der Schwerkraft — die man ja als Eingangsreiz (BURKHARDT 1959) für die Bf. fordern muß —, groß genug, um dem Tier eine so feine Orientierung nach der Schwerkraft zu ermöglichen? WENDLER (1961) zeigte, daß bei *Carausius* Bf. an Trochanteren und Coxen die Körperhaltung in jeder beliebigen Position zur Schwerkraft stabilisieren; könnten nicht auch bei Ameisen solche Mechanismen dafür sorgen, daß die Stellung der Körperteile trotz der angreifenden Schwerkraft weitgehend gleich erhalten wird? Oder bleibt trotz des Wirkens dieser Konstanzmechanismen eine Restablenkung der Körperteile, die der Drehkomponente der Schwerkraft proportional ist und an der das Tier seine Stellung im Raum „ablesen“ kann? In welcher Weise hängt dann die angenommene Abweichung von der Normallage von dem Winkel zwischen Laufrichtung und Schwerkraft ab? Diese Fragen sollen durch die im folgenden beschriebenen Untersuchungen wenigstens prinzipiell beantwortet werden.

Am Beispiel des Gasters sei zunächst abgehandelt, wie sich eine Schrägstellung des Tieres auf der Vertikalen auswirkt. Den Winkel zwischen Körperlängsachse und Schwerkraft bezeichne ich als α . Läuft eine Ameise auf einer senkrechten Fläche genau nach oben ($\alpha = 0^\circ$), so wirkt das Gewicht des Gasters in der Längsachse des Tieres. Dreht sich das Tier um den Winkel α um seine Hochachse, so hat das folgende Auswirkungen auf die Stellung des Gasters: Der Gaster, der über den Petiolus gelenkig am Thorax sitzt, wird von der Drehkomponente der Schwerkraft (= Drehkraft = Gastermasse \times Erdbeschleunigung $\times \sin \alpha$) um den Winkel β aus der Richtung der Längsachse des Tieres verdreht. (Die geringen, durch die Drehung bedingten Trägheitskräfte seien vernachlässigt; sie wirken so, daß sie β vergrößern.) Das Gewicht G des Gasters läßt sich bei Schrägstellung der Körperlängsachse um α° in G_1 und G_2 zerlegen (Abb. 41). Nur das dem Sinus von α proportionale G_2 bewirkt Verdrehungen (Drehkraft). Da β von G_2 abhängt, ist es ebenfalls dem Sinus von α proportional.

Die Auslenkung des Gasters um β° reizt das Gasterborstenfeld und vielleicht auch die Petiolusfelder unsymmetrisch, es läuft eine Affferenz (Af) zum ZNS. Wenn nun — wie hier angenommen sei — die Gasterstellung durch einen Regelmechanismus konstant gehalten wird, so ist zu fordern, daß die Borstenfeldaffferenz das ZNS zu einer asymmetrischen Efferenz (Ef) an die Muskulatur, die den Gaster bewegt, veranlaßt, um die wahrgenommene Gasterabweichung zu beseitigen. Diese Darstellung vereinfacht selbstverständlich sehr stark: Beim Lauf ist der Gaster unter dem Einfluß der Beinbewegungen passiv bewegt und β muß als der Mittelwert der Gasterabweichungen nach rechts und links betrachtet werden. Af ergibt sich für das ZNS aus vorzeichenrichtiger Verrechnung der durch alle Gaster-schwankungen pro Zeiteinheit auftretenden Einzelafferenzen.

Durch die Reaktion der Muskeln auf Ef wird die asymmetrische Borstenfeldreizung verkleinert und in einem geschlossenen Regelkreis wird die Gasterabweichung so lange zunehmend verringert, bis der Impulsstrom, der von den Bf. zum ZNS läuft, einen gerade noch so starken efferenten Impulsstrom auslöst, daß die Muskeln genügend

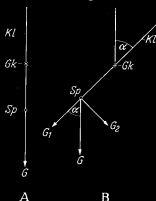


Abb. 41 A u. B. Schematische Darstellung der am Gaster angreifenden Kräfte bei verschiedenem Winkel α der Abweichung der Körperlängsachse Kl von der Lotrechten. A $\alpha = 0^\circ$; B $\alpha = 45^\circ$. Gk Hinterleibsgelenk; Sp Schwerpunkt des Gasters; G , G_1 , G_2 Gastergewicht und dessen Komponenten. Zur Erklärung der Kräftezerlegung und ihrer Bedeutung s. S. 541

asymmetrisch kontrahiert bleiben, um diese Lage geringster Gasterabweichung gegen den Einfluß der ständig wirkenden Drehkraft aufrecht zu erhalten. Diese hypothetische Restabweichung, die nötig ist, damit der Impulsstrom zum ZNS nicht versiegt, nenne ich γ ; sie ist der Drehkraft proportional (Proportionalregler, HASSENSTEIN 1960). Verstärkt man nämlich die Drehkraft, indem man α vergrößert, so ist ein entsprechend stärkerer asymmetrischer Efferenzstrom nötig, um zu verhindern, daß der Gaster weiter aus seiner neuen Lage geringster Abweichung gezogen wird; das verlangt wiederum einen größeren Afferenzstrom, den nur eine stärkere (α proportionale) Restabweichung γ hervorrufen kann.

Die Größe von γ ist bei gleichbleibender Drehkraft davon abhängig, bei welchem Abweichungsgrad des Gasters das ZNS ausreichende asymmetrische Efferenzen an die Muskulatur zu senden beginnt. Ist auch bei relativ großer asymmetrischer Bf.-Afferenz die Efferenz nur schwach, so wird erst bei großen Werten von γ ein weiteres Absinken des Gasters durch Muskelkraft verhindert werden.

Liegt keine Regelung vor, so hängt der Gaster so weit nach unten, bis die Spannungen im Gelenk der angreifenden Drehkraft die Waage halten.

Die Muskulatur, die Gaster und Petiolus bewegt, muß in diesem Zusammenhang kurz beschrieben werden. An der Gasteröffnung inserieren zwei Paar Muskeln, die beide im Petiolus entspringen; ein Paar tritt dorsomedial an die Gasteröffnung und dient als kräftiger Gasterheber; das andere Paar inseriert ventral außen an der Gasteröffnung und senkt, symmetrisch betätigt, den Gaster; asymmetrisch betätigt, vermag es ihn bei gleichzeitiger Kontraktion des Gasterhebers um die Hochachse zu drehen. Um der Drehkraft entgegen zu wirken, müssen beide Muskelpaare, die den Gaster bei ihrer Kontraktion gleichzeitig nach vorne ziehen, tätig werden.

Wie stark bei der Abbiegung des Gasters um die Hochachse nicht nur eine Abbiegung im Gastergelenk, sondern auch eine Abbiegung im Petiolusgelenk beteiligt ist, war nicht genau festzustellen; jedoch ist der Anteil der Drehung im Petiolusgelenk sicher gering. Auf Filmaufnahmen (s. unten) ist eine Änderung der Lage des Petiolus erst bei sehr starken Gasterabbiegungen zu erkennen. Der Petiolus ist mit vier Paar Muskeln am Thorax befestigt: Ein Paar inseriert dorsomedial hinter dem Kiel an der Petiolusvorderöffnung und wirkt als Heber, ein anderes Paar inseriert ventromedial und wirkt senkend. Zwei weitere Muskelpaare inserieren dorsal außen an der Petiolusöffnung und unterstützen, symmetrisch betätigt, den Heber; asymmetrisch kontrahiert bewirken sie im Zusammenspiel mit dem Senker Drehungen um die Hochachse.

Ganz analoge Vorstellungen wie sie hier für die Beeinflussung der Gasterlage durch die Schwerkraft entwickelt wurden, gelten sicher auch für die anderen Körperteile, die an ihren Gelenken Bf. tragen, nur daß ihre weniger klar durchschaubaren Bewegungsmöglichkeiten keine so einfache Darstellung erlauben. Auch beim Gaster ist ja durchwegs nicht nur eine Bewegung um die Hochachse, sondern auch eine Bewegungskomponente um die Längsachse und eine um die Querachse vorhanden. Das gesamte, dadurch verursachte, komplexe Reizmuster stellt also die wirkliche Bf.-Afferenz Af dar.

Zweifellos unterliegt auch die Stellung der ganzen Ameise stabilisierenden Mechanismen, die jeder passiven Änderung der Stellung im Raum entgegenwirken, wie WENDLER (1961) das bei *Carausius* nachwies. Eine aktive Änderung des menotaktischen Orientierungswinkels zur Schwerkraft kann man sich vorstellen, wenn man annimmt, daß der Sollwert der Bf.-Afferenz verstellt wird: Um geradlinig in eine Richtung, die den Winkel α mit der Schwerkraft bildet, zu laufen, hält das Tier eine bestimmte asymmetrische Bf.-Afferenz konstant; das wird durch Efferenzen an die Muskulatur erreicht, die den Körper in einen Winkel zur Schwerkraft stellen, bei dem die Drehkraft eine Restabweichung verursacht, die eben die „erwartete“ Bf.-Afferenz hervorruft: Durch Efferenzen wird der angestrebte Wert der Borstenfelderafferenzen eingestellt (v. HOLST u. MITTELSTAEDT 1950, HASSENSTEIN 1960).

Soweit die hypothetischen Vorstellungen. Zumindest an einem gelenkenden Körperteil müssen sie jedoch zu ihrer Rechtfertigung bewiesen werden. Das ist am Gaster durchaus möglich. Sein großes Gewicht — in der Regel mehr als die Hälfte des Gesamtgewichtes der Ameise — und seine lockere Gelenkung, die ihm um alle drei Hauptachsen weiten Bewegungsspielraum läßt, haben die stärksten Abweichungseffekte zur Folge. Dabei müssen vor allem drei Fragen beantwortet werden:

1. Wie groß ist die Gasterabweichung an der normalen, ungestört auf einer vertikalen Unterlage laufenden Ameise?
2. In welcher Weise ist γ von α abhängig?
3. Wie groß ist die Gasterabweichung β , wenn eine Regelung der Gasterstellung mit Sicherheit ausgeschlossen ist?

2. Die Bestimmung der Gasterabweichung β an toten Arbeiterinnen von *Formica polyctena*

Der Winkel β , also die stärkste mögliche, durch die Drehkraft bedingte Gasterabweichung, läßt sich durch Ausmessen der Gasterabweichung von toten Ameisen in erster Annäherung bestimmen. Dazu werden mittelgroße Arbeiterinnen von *Formica polyctena* mit Essigäther abgetötet — bei dieser Tötungsart werden die Tiere erst nach längerer Zeit starr —, und dann sehr rasch mit der Thoraxunterseite

auf eine Nadelspitze geklebt; diese durchbohrt eine senkrechte Fläche, die parallele, lotrechte Linien trägt, so daß das Tier sich vor diesen parallelen Linien drehen läßt. An einer Winkerteilung ist der Grad der Verdrehung ablesbar. In 10° -Schritten wird das Tier von der Stellung $\alpha = 0^\circ$ (Kopf oben) bis zur Stellung $\alpha = 180^\circ$ (Kopf unten) und wieder zurück gedreht. Der bei $\alpha = 0^\circ$ frei herabhängende Gaster zeigt mit wachsendem α eine zunehmende Gasterabweichung β . Ein mit weißer Farbe auf Thorax und Gaster aufgetragener, in der Längsachse des Tieres verlaufender Strich erlaubt die Messung der Abweichung der Thorax-

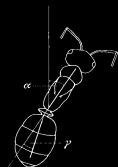


Abb. 42

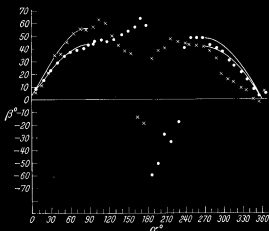


Abb. 43

Abb. 42. Kennzeichnung der Winkel α (Abweichung der Thoraxlängsachse, die ein schwarzer Strich angibt, von der Lotrechten) und γ (Abweichung der Gasterlängsachse, die ebenfalls ein schwarzer Strich angibt, von der Thoraxlängsachse). Am Tier mit aufgeschnittenem Regelkreis bzw. am toten Tier wird der zweite Winkel als β bezeichnet

Abb. 43. Gasterabweichung β eines frischgetöteten Tieres in Abhängigkeit von α , dem Winkel zwischen Lotrechter und Thoraxlängsachse. • Durch Drehung im Uhrzeigersinn gewonnene Werte; × durch Drehung gegen den Uhrzeigersinn gewonnene Werte. Ausgezogene Linien: Sinuskurven für die jeweiligen Werte von β für $\alpha = 90^\circ$ bzw. 270°

längsachse von den der Schwerkraft parallelen Linien der Unterlage (α) und die Messung der Abweichung der Gasterlängsachse von der Thoraxlängsachse (β ; an der lebenden Ameise wird γ auf die gleiche Weise gemessen, s. Abb. 42). Die Abweichungen lassen sich bis auf $1/2^\circ$ genau auf den Fotos ausmessen, die in den einzelnen 10° -Stellungen geblitzt werden. Nach jeder Verdrehung wird 10 sec gewartet, damit der Gaster den Endwert der Abbiegung erreicht. Abb. 43 zeigt die dabei an einem Versuchstier gemessenen Werte. Insgesamt wurden von fünf toten Exemplaren die Abbiegungen gemessen, die Werte zeigen keine wesentlichen Unterschiede. Der Vergleich mit den für die β -Werte von $\alpha = 0^\circ$ bzw. $\alpha = 90^\circ$ und 270° errechneten Sinuskurven macht klar, daß β annähernd mit dem Sinus von α wächst.

Wie die Abb. 43 zeigt, ist es bei der langsam gedrehten, toten Ameise nicht gleichgültig, ob ein bestimmtes α mit dem Uhrzeigersinn oder gegen ihn erreicht wird. Die Diskrepanz zwischen den beiden Wertegruppen rührt davon her, daß bei gleichem α die Abbiegung größer ist, wenn man von höheren Abbiegungsgraden herkommt, als im umgekehrten Fall: Das Gelenk toter Tiere ist plastisch-elastisch.

Dieser Effekt tritt bei toten Tieren, die mit etwa einer Umdrehung pro Sekunde gedreht werden, sowie auch bei lebenden Tieren nicht auf, was an zeitgedehnten Filmaufnahmen nachgewiesen wurde, und hat deshalb für meine Fragestellung keine Bedeutung. Da der Gaster am toten Tier bei Überschreiten der 180° -Grenze noch einige Zeit in die Richtung überhängt, in die er vorher abgelenkt war (negative Werte in Abb. 43), sind die β -Werte für $160^\circ \leq \alpha \leq 230^\circ$ für meine Betrachtungen ungeeignet.

Der Maximalwert der Abbiegung liegt für die Drehung um 90° von $\alpha = 0^\circ$ nach rechts oder links bei 39° bzw. 41° . Bei diesen Drehrichtungen spielt die erwähnte Plastizität des Gelenkes keine Rolle. An anderen Individuen gemessene Maximalabweichungen für $\alpha = 90^\circ$ bzw. 270° waren: $\beta = 41^\circ/40^\circ$; $45^\circ/45,5^\circ$; $46^\circ/40^\circ$ und $42^\circ/-$.

Bei der toten Ameise treten also bei transversaler Stellung beträchtliche Absolutwerte der Gasterabbiegung auf. Möglicherweise entsprechen diese Werte größenordnungsmäßig dem, was am lebenden Tier als Gasterabweichung bei gleichem α auftritt, wenn die Muskulatur nicht über einen Regelprozeß eingreift und dadurch die Abbiegung verringert. Jedoch muß bedacht werden, daß auch ein nicht auf eine Regeleffizienz zurückzuführender, symmetrischer Dauertonus der Gasterhaltungsmuskulatur die Verhältnisse am lebenden Tier so verändern würde, daß die Maximalabweichung β bei fehlender Regelung kleiner ausfiele, als die am toten Tier gemessene. Um diese Frage zu klären und um zu sehen, wie weit das wirkliche β von dem der toten Ameise verschieden ist, wurden die auf S. 549 beschriebenen Versuche durchgeführt.

3. Die Bestimmung der Gasterabweichung γ am lebenden Normaltier¹

Nachdem wir jetzt eine Vorstellung davon gewonnen haben, wie stark der Gaster bei maximal angreifender Drehkraft aus der Normalstellung verlagert werden kann, soll nun die Gasterabbiegung von lebenden Ameisen bei verschiedenem α untersucht werden.

Dazu wurden im Institut für Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Arbeiterinnen von *Formica polyctena* im Maßstab 1:3 gefilmt, die auf einer mit Millimeterpapier bespannten, senkrechten Lauffläche liefen (Abb. 53) und die auf Kopf, Thorax und Gaster mit einem weißen Strich versehen waren, um — wie oben beschrieben — Winkelabmessungen am vergrößerten Filmbild zu ermöglichen. Die Linien des Millimeterpapiers standen genau parallel bzw. senkrecht zu den Schwerkraftlinien. Genauso wurden Tiere gefilmt, deren Gaster mit Blei beschwert oder einem feinen Draht als vergrößerndem Zeiger für die Gasterabweichung versehen war. Die Filme wurden mit dreifacher Zeitdehnung aufgenommen (80 Bilder/sek.); jedes einzelne Bild wurde mit 4 Elektronenblitzen von $\frac{1}{20000}$ sec Leuchtdauer belichtet; es folgte also etwa alle 12,5 msec ein völlig scharfes Bild dem anderen. Die Filme (insgesamt 840 m 35 mm-Film) wurden Bild für Bild an einem Arri-Filmauswertungsgerät ausgewertet. Dabei wurden an etwa 3500 Bildern mit einem Winkelmesser

¹ Diese Arbeiten wurden durch die Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und das Entgegenkommen des wissenschaftlichen und technischen Stabes des Instituts für Wissenschaftlichen Film, Göttingen, ermöglicht, wofür herzlich gedankt sei.

auf der Mattscheibe, auf der die Ameise etwa in 10facher Größe erschien, die Abweichung der Linie auf dem Gaster von der Linie auf dem Thorax (γ) und die der Linie auf dem Thorax von den lotrechten Linien der Unterlage (α) auf $1/2^\circ$ genau vermessen.

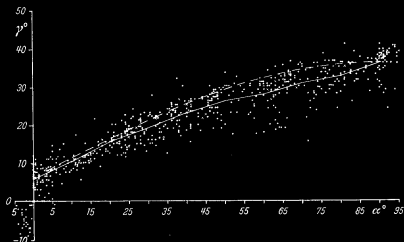


Abb. 44. Gasterabiegung γ eines lebenden Normaltieres in Abhängigkeit von α (Auswertung von Filmaufnahmen). Jeder Punkt bezeichnet einen Meßwert, jedes Kreuzchen mehrere gleiche Meßwerte. Ausgezogene Linie: Verbindung der Mittelwerte von γ für je 10° von α . Gestrichelte Linie: $30,2 \sin \alpha + 5,9$

Abb. 44 zeigt die an einer Ameise, deren Gaster nicht künstlich belastet, aber — wahrscheinlich durch Nahrungsaufnahme — ziemlich stark angeschwollen war, gemessenen γ -Werte in Abhängigkeit von α für $\alpha = 355,5^\circ$ bis $\alpha = 95^\circ$. Die zwischen jeweils 10° (z. B. $355,5^\circ$ bis 5° ; $5,5^\circ$ bis 15°) fallenden γ -Werte wurden gemittelt und die daraus gewonnenen 10° -Mittelwerte der Gasterabiegung wurden eingetragen und durch eine ausgezogene Linie verbunden. Für das Minimum $\gamma = 5,9^\circ$ bei $\alpha = 0^\circ$ und das Maximum $\gamma = 36,1^\circ$ bei $\alpha = 90^\circ$ wurde die Sinuskurve $(30,2 \sin \alpha + 5,9)$ berechnet und als gebrochene Linie eingetragen. Die gleiche Bedeutung besitzen diese Linien auch in den folgenden Abb. 45, 46, 49 und 51.

Die statistische Bearbeitung des Materials nach dem t -Test ergab, daß nur die γ -Mittelwerte für $\alpha = 60^\circ$ und 70° signifikant vom jeweiligen Sinuswert verschieden sind. Alle anderen Mittelwerte sind nicht vom Sinus unterscheidbar. Untereinander sind alle γ -Mittelwerte für je 10° signifikant verschieden, wobei allerdings der Unterschied zwischen den Werten für $\alpha = 50^\circ$ und 60° nur sehr schwach ($P = 0,016$) und der zwischen den Werten für $\alpha = 70^\circ$ und 80° schwach ($P = 0,005$) gesichert ist. Insgesamt wurden 665 Werte von diesem Tier gemessen. Das Maximum der Abiegung beträgt für $\alpha = 90^\circ$ ungefähr 30° . Die Streuung ist beträchtlich, wie aus der Abbildung hervorgeht. Die Abiegung $\gamma = 5,9^\circ$ für $\alpha = 0^\circ$ kommt dadurch zustande, daß der Strich auf dem Gaster nicht ganz genau in dessen Mittellinie angebracht war. Wie sich zeigte, gelang indes der Strich auf dem Thorax fast genau in der Richtung dessen Längsachse.

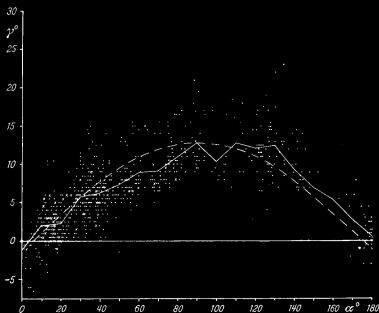


Abb. 45. Gasterabbiegung γ eines lebenden Normaltieres in Abhängigkeit von α (Auswertung von Filmaufnahmen). Jeder Punkt bezeichnet einen Meßwert, jedes Kreuzchen mehrere gleiche Meßwerte. Ausgezogene Linie: Verbindung der Mittelwerte von γ für je 10° von α . Gestrichelte Linie: $14,2 \sin \alpha - 1,3$. $\alpha = 0^\circ - 180^\circ$

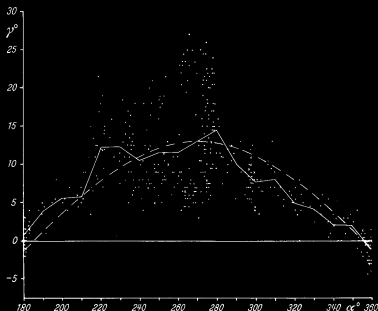


Abb. 46. Die gleiche Darstellung des gleichen Tieres wie in Abb. 45 für $\alpha = 180 - 360^\circ$

Noch weit stärker ist die Streuung bei einem zweiten, unbelasteten Normaltier, dessen Meßwerte Abb. 45 für $\alpha = 0-180^\circ$ und Abb. 46 für $\alpha = 180-360^\circ$ darstellen. $14,2 \sin \alpha - 1,3$ ist gestrichelt eingetragen. Insgesamt wurden dabei 1222 Werte gemessen. Die maximale Abbiegung für $\alpha = 90^\circ$ beträgt $14,1^\circ$, die für $\alpha = 270^\circ$ beträgt $14,2^\circ$. Die starke Streuung bei diesem Tier macht eine statistische Auswertung

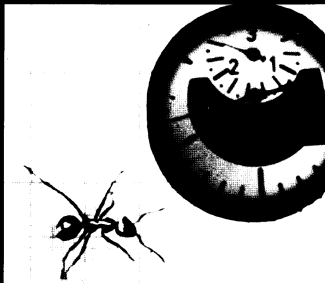


Abb. 47. Normaltier. $\alpha = 94^\circ$; $\gamma = 37^\circ$. (Rechts oben: Stoppuhr)

Abb. 47, 50 u. 52. Vergrößerungen von den Positivkopien der Filme von Ameisen, die auf vertikaler Unterlage liefen.

nicht lohnend. Woher die Streuung rührt, weiß ich nicht sicher zu sagen, jedoch stellte ich bei diesem Tier fest, daß es sehr erregt lief und häufig stehenblieb, wobei es in Angriffsstellung ging und die Mandibeln spreizte.

Die Abb. 47 zeigt eine von der Positivkopie des Filmes herausvergrößerte Aufnahme eines Normaltieres.

An einem weiteren Normaltier, von dem nur die Maxima ausgemessen wurden, dessen maximale Gasterabweichung aber auch am frischgetöteten Tier gemessen wurde, ergaben sich folgende Werte:

	$\alpha = 90^\circ$	$\alpha = 270^\circ$	$\alpha = 0^\circ$
Lebend: γ .	$14,9^\circ$ ($n = 23$)	$12,1^\circ$ ($n = 27$)	$+1,2^\circ$ ($n = 25$)
Getötet: β .	41°	$39,5^\circ$	$+1^\circ$

Damit ist deutlich gezeigt, daß beim lebenden Normaltier die Abweichung γ des Gasters bei $\alpha = 90^\circ$ bzw. 270° weit unter der Maximalabweichung β des frischgetöteten Tieres liegt.

Um jedoch dem oben erwähnten Einwand zu entgegenen, der an der toten Ameise gemessene Maximalabweichungswert entspreche nicht der Maximalabweichung β , die am lebenden Tier auftritt, wenn keinerlei reaktive Änderung der Gasterlage durch die Muskulatur auf Grund der zum ZNS kommenden Bf.-Afferenzen bei Abbiegung des Gasters stattfindet, mußte ich noch zu einem weiteren Experiment greifen:

4. Vergleich der Gasterabweichung an der lebenden Ameise bei intaktem BfG, bei abgesengtem BfG und am toten Tier

Wirklich einwandfrei läßt sich die Regelkreishypothese nämlich nur dann beweisen, wenn man die Gasterabweichungen bei gleichem α an einem intakten Normaltier, und am selben Tier bei „aufgeschnittenem Regelkreis“ vergleicht. Aufschneiden läßt sich der Regelkreis entweder dadurch, daß man verhindert, daß auf die von den Bf. kommende Afferenz eine Efferenz zu den Muskeln kommt, oder indem man keine Bf.-Afferenz zum ZNS gelangen läßt. Die zweite Möglichkeit ist am Gaster experimentell zu verwirklichen. Durch Absengen des Gasterborstenfeldes kann eine vom BfG zum ZNS laufende Afferenz verhindert werden; die Muskeln stehen dabei unter dem normalen Tonus, eine Gasterabweichung kann jedoch nicht über einen Regelkreis Einfluß auf die Muskulatur haben. Ist bei dieser Versuchsanordnung die Gasterabweichung signifikant größer als bei intaktem BfG, dann ist die Regelung der Gasterstellung bewiesen. Gleichzeitig ist dabei zu zeigen, ob der ohne BfG erhaltene Abbiegungswert dem der toten Ameise entspricht.

Dazu wurden zwei Normaltiere bei $\alpha \approx 90^\circ$ mit dem Elektronenblitz mehrmals photographiert, dann wurde unter Binokularkontrolle das BfG sorgfältig abgesengt, ohne jedoch mit der Nadel die Gelenkmembran zu berühren. Auch an den gasterfeldfreien Tieren wurden dann wieder bei $\alpha \approx 90^\circ$ Aufnahmen gemacht. Schließlich wurden die Ameisen mit Essigäther abgetötet und mit der oben beschriebenen Methode der Gasterabbiegungswinkel für $\alpha = 90^\circ$ bestimmt. Abb. 48 zeigt die gemessenen Werte. Trotz der geringen Anzahl verwertbarer Bilder, läßt sich sehr gut sichern, daß das Mittel der Gasterabweichung bei intaktem BfG (Tier 1:

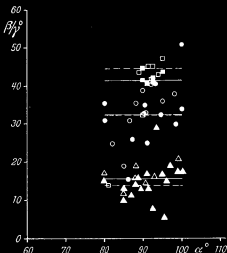


Abb. 48. Gasterabweichung von zwei Tieren (1. Tier: ausgefüllte Zeichen; 2. Tier: leere Zeichen) für $80^\circ \leq \alpha \leq 100^\circ$. Δ unverletztes Normaltier, \circ Tier mit abgesengtem Gasterfeld, \square frischgetötetes Tier (Auswertung von geblitzten Photographien). Ausgezogene Striche: Mittelwerte des 1. Tieres. Gebrochene Striche: Mittelwerte des 2. Tieres

2. Tier: ausgefüllte Zeichen) mit dem Elektronenblitz mehrmals photographiert, dann wurde unter Binokularkontrolle das BfG sorgfältig abgesengt, ohne jedoch mit der Nadel die Gelenkmembran zu berühren. Auch an den gasterfeldfreien Tieren wurden dann wieder bei $\alpha \approx 90^\circ$ Aufnahmen gemacht. Schließlich wurden die Ameisen mit Essigäther abgetötet und mit der oben beschriebenen Methode der Gasterabbiegungswinkel für $\alpha = 90^\circ$ bestimmt. Abb. 48 zeigt die gemessenen Werte. Trotz der geringen Anzahl verwertbarer Bilder, läßt sich sehr gut sichern, daß das Mittel der Gasterabweichung bei intaktem BfG (Tier 1:

15,6°; $n = 16$ und Tier 2: 13,9°; $n = 8$) von dem Mittel der Gasterabweichung bei abgesengtem BfG, d. h. bei aufgeschnittenem Regelkreis (Tier 1: 32,4°; $n = 11$ und Tier 2: 32,2°; $n = 11$) signifikant verschieden ist. Die Differenz der Mittel ist, wie man sieht, beträchtlich. An der toten Ameise betrug die Abweichung bei Tier 1: 43,3° ($n = 6$) und bei Tier 2: 44,4° ($n = 5$). Diese Abweichung ist wegen der geringen Zahl der Werte nur sehr schwach ($P = 0,03$ bzw. 0,012) gesichert von der Abweichung am lebenden Tier ohne BfG verschieden. Jedoch ist anzunehmen, daß die Differenz bei einer größeren Zahl von Meßwerten zu sichern wäre.

Durch diese Ergebnisse ist 1. bewiesen, daß eine Regelung der Gasterstellung stattfindet, für die das BfG als Fühlglied dient, 2. gezeigt, daß die Gasterabweichung der lebenden Ameise ohne BfG wohl etwas geringer ist, als die der toten, daß sie jedoch in einer ähnlichen Größenordnung wie diese liegt. (Der vorhandene Unterschied könnte auch auf dem Einfluß der BfP bei diesen Abbiegungsgrößen beruhen.) Auf die immerhin beträchtlichen Abweichungsgrößen, die trotz der Regelung der Gasterstellung auftreten, werde ich unten zurückkommen.

Eine Beteiligung von Bf. (neben den Augen) an der Regelung der Stellung eines Körperteils, nämlich des Kopfes, fand schon MITTELSTAEDT (1957) bei *Mantis*.

5. Die Bestimmung der Gasterabweichung γ an Ameisen mit belastetem Gaster

In Abb. 49 sind die 597 Meßwerte für eine Ameise zusammengefaßt, an deren Gaster ein 15 mm langer, sehr dünner Kupferdraht (Gewicht etwa 1,5 mg) befestigt war. Der Draht war gleich hinter dem Gaster leicht aufwärts geknickt, um zu verhindern, daß er auf der Unterlage auflag. Das Anhängsel störte den Lauf des Tieres keineswegs und konnte als Anzeiger für die Gasterlage dienen, die auf diese Weise sehr genau ausmeßbar ist. Wie vorher an einer frischgetöteten, anderen Ameise festgestellt worden war, bewirkte der Draht eine Erhöhung der Maximalabbiegung um 15–20%. Diese Verstärkung der Abbiegung ist unbedeutend im Verhältnis zu den Schwankungen der Abbiegung, die bei unbelasteten Normaltieren vorkommen. Die Abb. 49 bringt γ für $\alpha = 5,5$ –265°. $23,9 \sin \alpha + 3,9$ ist gestrichelt eingetragen.

Alle γ -Mittelwerte für je 10° sind signifikant voneinander unterschieden, vom Sinus sind nur die Mittelwerte für $\alpha = 340^\circ$ und 330° gesichert verschieden. Die Streuung ist bei dieser Ameise geringer als bei den Normaltieren, offensichtlich wirkt der lange Draht stabilisierend auf die Lage des Gasters ein.

Bemerkenswert ist bei diesem Exemplar der Knick im Anstieg der γ -Werte um $\alpha = 330^\circ$. Der vorher steilere, dann flachere Anstieg von γ könnte die Reizung eines weiteren Rezeptors bei $\alpha = 330^\circ$ anzeigen, etwa von Petiolusborstenfeldern. Da sich jedoch ähnliche Erscheinungen bei den Meßreihen der anderen Ameisen nicht finden lassen, muß die Entscheidung dieser Frage offenbleiben.

Abb. 50 zeigt eine von der Positivkopie des Filmes herausvergrößerte Aufnahme einer solchen Ameise mit Draht.

Schließlich gibt Abb. 51 die 675 Meßwerte von γ für $\alpha = 355,5-95^{\circ}$ wieder, die von einer Ameise gewonnen wurden, der 7 mg Blei an das Gasterende geklebt worden waren. Bei einem anderen, toten Tier, er-

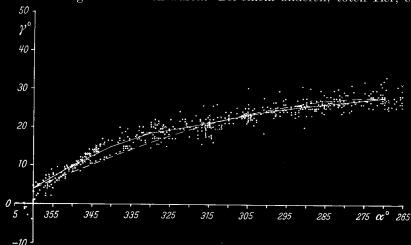


Abb. 49. Gasterablenkung γ eines Tieres, an dessen Gasterende ein Draht befestigt ist, in Abhängigkeit von α (Auswertung von Filmaufnahmen). Jeder Punkt bezeichnet einen Meßwert, jedes Kreuzchen mehrere gleiche Meßwerte. Ausgezogene Linie: Mittelwerte von γ für je 10° von α . Gestrichelte Linie: $23,9 \sin \alpha + 3,9$.

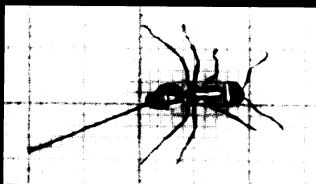


Abb. 50. Tier mit Draht am Gasterende, $\alpha = 87^{\circ}$; $\gamma = 20^{\circ}$

zeugte die gleiche Bleimenge, am gleichen Ort angebracht, eine Maximalablenkung β von etwa 75° für $\alpha = 90^{\circ}$, was der mehr als 100%igen Verstärkung der Maximalablenkung des unbelasteten Tieres entspricht.

Wie sich aus Abb. 51 ablesen läßt, liegt der Ablenkungswert γ für $\alpha = 90^{\circ}$ an der lebenden Ameise bei 62° , also nur wenig unter der Maximalablenkung der gleichbehandelten, toten. Alle γ -Mittelwerte sind signifikant voneinander unterschieden. $62 \sin \alpha + 2,1$ ist gestrichelt eingetragen. Signifikant vom Sinus verschieden sind alle γ -Mittelwerte von $\alpha = 10-80^{\circ}$, genauso signifikant aber liegen

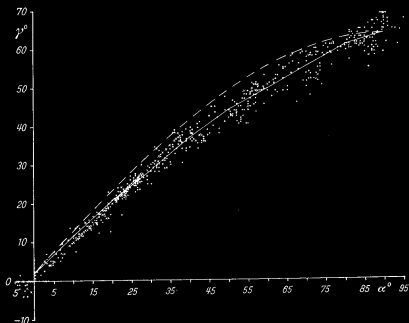


Abb. 51. Gasterabiegung γ eines Tieres, an dessen Gasterende Blei befestigt ist, in Abhängigkeit von α (Auswertung von Filmaufnahmen). Jeder Punkt bezeichnet einen Meßwert, jedes Kreuzchen mehrere gleiche Meßwerte. Ausgezogene Linie: Mittelwerte von γ für je 10° von α . Gestrichelte Linie: $62 \sin \alpha + 2,1$.

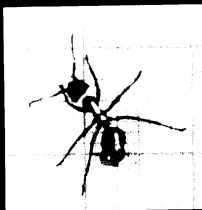


Abb. 52. Ameise mit Blei am Gasterende.
 $\alpha = 34^\circ$; $\gamma = 34^\circ$

sie über einer Geraden zwischen $\gamma = 2,1^\circ$ und $64,1^\circ$. Fast bis $\alpha = 40^\circ$ erfolgt der Anstieg von γ beinahe genau nach der Funktion $\alpha = \gamma$, der Gaster weicht also fast genauso stark von der Längsachse ab, wie die Längsachse von der Senkrechten abweicht. Die mechanischen Eigenschaften des Gastergelenkes verhindern zweifellos bei stärkeren Abbiegungsgraden, daß der Gaster genau senkrecht herabhängt. Trotzdem ist die Endabiegung $\gamma = 62^\circ$ für $\alpha = 90^\circ$ sehr beträchtlich.

Es erhellt aus diesem Ergebnis, daß bei einer Belastung des Gasters mit 7 mg Blei, was

etwas mehr als das normale Gastergewicht ist, das bei 6 mg liegt, von einer Regelung der Gasterstellung bis zu einer Lage geringster Abbiegung nicht mehr die Rede sein kann; der Regelkreis ist durch

Überbelastung zusammengebrochen, die Muskeln vermögen gegen die starke Drehkraft nichts mehr auszurichten bzw., die von den Bf. zum ZNS gehende Afferenz löst keinen genügend starken Efferenzstrom aus, als daß die Muskeln zu einer ausreichenden Kontraktion veranlaßt würden.

Abb. 52 zeigt eine Vergrößerung von der Positivkopie des Filmes mit einer bleibelasteten Ameise.

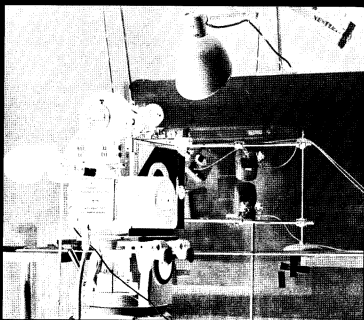


Abb. 53. Versuchsanordnung für die Filmaufnahmen von Ameisen auf der vertikalen Lauffläche. Die mit Millimeterpapier bespannte Lauffläche ist an den zwei Linealen eines technischen Zeichenapparates befestigt; sie wird auf dem senkrecht stehenden Grundbrett erschütterungsfrei geführt. An einem Gestell, das die Blitzleuchten trägt, ist ein Drahtrahmen angebracht, der das Bildfeld der Kamera angibt. (Aufn.: Institut für Wissenschaftlichen Film, Göttingen)

6. Diskussion der Ergebnisse über die Gasterverlagerung im Schwerefeld

a) Normaltiere. Mit größer werdender Abweichung α der Längsachse der Ameise von der Lotrechten wird γ , die Abbiegung des Gasters nach unten, zunehmend größer. Die Abbiegung ist trotz großer Streuung für alle 10°-Stufen von α signifikant. Die Ameise kann also an der Gasterabbiegung γ , die die Bf. des Gasters und vielleicht auch die des Petiolus reizt, ihre Stellung im Raum „ablesen“. Es ist anzunehmen, daß ein unter einem bestimmten Winkel zur Schwerkraft gerichteter Lauf darauf beruht, daß γ bzw. die dadurch über die Bf. einfließende

Reizmenge konstant gehalten wird. Da die Schwankungen von α bei gleichem γ sehr groß sind, ist damit vielleicht ein Schlüssel zum Verständnis des typischen Zickzacklaufes der Ameisen auf der Vertikalen gegeben; er geht nur beim Fluchtlauf oder bei zusätzlicher optischer Orientierung in einen fast geraden Lauf über. Da beim normalen Lauf sehr viele Bf. zusammenarbeiten, Bf., die zum Teil der Aufgabe, die Stellung eines Körperteiles anzugeben, weit besser angepaßt sind, als das BfG, und da außerdem im Bereich mancher anderer Bf. die gelenkenden Teile in ihrer Bewegung weit stärker durch Konstanzmechanismen eingeschränkt sein dürften (s. unten), kann man annehmen, daß die Streuung der von allen Bf. zum ZNS gelangenden, asymmetrischen Reizmenge unter dem Einfluß der Schwerkraft im allgemeinen geringer ist, als die beim Gaster gemessene Streuung der Abbiegungswerte. Jedoch werden stets gleiche γ -Afferenzsummen mehr oder weniger verschiedenen α -Werten entsprechen, die teils etwas größer, teils etwas kleiner als der „beabsichtigte“ α -Wert ausfallen. Ein gewisses Schwanken in der Richtung, das zu einem sachten Schwingen um die mittlere Laufrichtung führt, ist daher unvermeidlich.

Die Ergebnisse legen nahe, daß $\gamma = k \cdot \sin \alpha$ ist, wobei k einen einfachen Zahlenfaktor darstellt. Damit liegen für die Ameise Stufen gleichen Reizzuwachses und gleicher Reizabnahme für α nahe 0° näher beisammen, als für α -Werte, die nahe 90° bzw. 270° liegen. Ein auf dieser Basis aufgestelltes Winkelsystem besäße Teilstriche, die für unsere Begriffe in der Nähe der Lotrechten dichter beisammenlägen, als nahe der Waagerechten. Ähnliches erwogen v. FRISCH u. LINDAUER (1961) im Zusammenhang mit der Mißweisung des Bientanzes. Auch dort scheint den Bienen gleicher Änderung des Winkels zwischen der Richtung zum Futterplatz und der Richtung zur Sonne bei der Transposition auf die Schwerkraft nahe der Lotrechten eine kleinere Änderung des Tanzwinkels zu entsprechen, als entfernter von der Lotrechten. Jedoch sind bei der Biene die Ergebnisse noch dadurch kompliziert, daß auch bei 90° und 270° eine „Verdichtung der Winkelskala“ auftritt. Die dafür zur Erklärung vorgebrachte Hypothese, in diesem Winkelbereich arbeite das am Petiolus der Biene gelegene Bf.-System der Biene am genauesten, während bei 0° das am Hals befindliche System am genauesten arbeiten soll, findet durch meine Ergebnisse an der Ameise keine Unterstützung. Auch das am Abdomengelenk befindliche Bf.-System der Ameise arbeitet bei geringer Abweichung der Längsachse des Tieres von der Lotrechten am genauesten und nahe der Waagerechten am ungenauesten. Es ist anzunehmen, daß das auch für das Bf.-System am Petiolus der Biene zutrifft.

Die maximalen Abbiegungswerte des Gasters sind sehr beträchtlich. Am Normaltier wurden Abbiegungen bis zu 41° gemessen. Das Mittel

der Maxima liegt bei Ameisen mit normalem Gaster um 14° . Diese Werte sind überraschend groß; bei toten Tieren liegt die erreichte Maximalabbiegung zwischen 40° und 50° , bei Tieren mit aufgeschnittenem Regelkreis bei 32° . Die Maximalabbiegung an der intakten Ameise beträgt also zwischen 40 und 50 % der Maximalabbiegung bei zerstörtem Regelkreis. Es liegt zwar, wie oben bewiesen wurde, eine Regelung der Gasterlage bis zu einer Restabweichung vor, für die das BfG als — hauptsächlich — Fühlglied dient, jedoch ist deren Wirkungsgrad relativ gering. Nur 50—60 % der Abbiegung werden „weggeregelt“. Der geringe Wirkungsgrad der Gasterlageregelung kann darauf beruhen, daß die den Gaster bewegende Muskulatur verhältnismäßig schwach ist oder daß das Übersetzungsverhältnis von Afferenz zu Efferenz so groß ist, daß erst beträchtliche Afferenzasymmetrien eine wirksame Regelung der Gasterschiefelage auslösen.

Der Nachweis eines Regelkreises für die Kontrolle der Gasterstellung legt es nahe, daß auch die andern Körperteile durch ähnliche Konstanzmechanismen in ihrer Lage kontrolliert werden. Diese Regelsysteme arbeiten aber wahrscheinlich sehr viel genauer, d. h., die bei ihnen auftretenden Restabweichungen sind geringer, als am Gaster, denn bei keinem der übrigen Körperteile konnte auf den Filmaufnahmen eine deutliche Stellungsänderung in Abhängigkeit von der Schwerkraft gemessen werden.

Bei verschiedenen Normaltieren sind die Maxima der Abbiegung unterschiedlich groß:

$$\alpha = 90^{\circ}: 1. \text{ Tier } \gamma = 13,7^{\circ}; 2. \text{ Tier } \gamma = 14,1^{\circ}; 3. \text{ Tier } \gamma = 30,2^{\circ}$$

Bei dem dritten Tier war der Gaster deutlich angeschwollen. Gleichgroße Ameisen, deren Gaster etwa ebenso stark angeschwollen war, ergaben bei einer Wägung des Gasters durchschnittlich 8—9 mg Gastergewicht, also um 30—45 % schwerere Gastera, als normal. Ähnliche Fälle werden unten diskutiert.

Bei der gleichen Ameise braucht die Maximalabbiegung nach rechts ($\alpha = 90^{\circ}$) und nach links ($\alpha = 270^{\circ}$) keineswegs gleich groß zu sein:

$$\begin{aligned} \alpha = 90^{\circ}: & 1. \text{ Tier } \gamma = 13,7^{\circ}; 2. \text{ Tier } \gamma = 14,1^{\circ} \\ \alpha = 270^{\circ}: & 1. \text{ Tier } \gamma = 10,9^{\circ}; 2. \text{ Tier } \gamma = 14,2^{\circ}. \end{aligned}$$

Die Differenz ist beim ersten Tier signifikant. Das erfordert eine getrennte Verrechnung der Abweichung nach rechts bzw. nach links. Diese Erscheinung zeigt sich auch bei frischgetöteten Tieren:

$$\begin{aligned} \alpha = 90^{\circ}: & 1. \text{ Tier } \gamma = 41^{\circ}; 2. \text{ Tier } \gamma = 39^{\circ}; 3. \text{ Tier } \gamma = 48^{\circ} \\ \alpha = 270^{\circ}: & 1. \text{ Tier } \gamma = 39,5^{\circ}; 2. \text{ Tier } \gamma = 41^{\circ}; 3. \text{ Tier } \gamma = 52^{\circ}. \end{aligned}$$

Es kann der Asymmetrie der Abbiegungen also eine Asymmetrie des Gelenkes oder des Gasters, aber auch eine Asymmetrie der Bf.-Afferenz zugrunde liegen. Daß die Zahl der Borsten im BfG zwischen rechtem

und linkem Feld und von Individuum zu Individuum ziemlich stark schwanken kann, wurde schon in Tabelle 3 (S. 485) berichtet.

Die mit einem Draht schwach belastete Ameise ist, wie der Vergleich an den getöteten Exemplaren zeigte, fast als Normaltier zu werten. Da dabei die Streuung nicht sehr groß ist, zeigt sich eine schöne Annäherung der γ -Mittelwerte an den $\sin \alpha$.

b) Ameisen mit belastetem Gaster. Eine Belastung des Gasters, die zu einer Verdoppelung des Gastergewichtes oder etwas darüber führt, ist offensichtlich schon so groß, daß gegen die am Gaster angreifende Drehkraft keinerlei regulative Wirkung der den Gaster bewegenden Muskulatur mehr ausgeübt werden kann: Die Regelung ist zusammengebrochen. Die Störgröße (Drehkraft) ist zu groß, als daß die Eingangsgröße (Gasterabweichung) noch über das Stellglied (Muskulatur) beeinflußt werden könnte. Daß der Gaster nicht stets senkrecht herabhängt, also γ bei größerem α nicht mehr gleich α ist, dürfte darauf beruhen, daß Spannungen im Gelenk der Drehkraft entgegenwirken. Dieser Fall ist durchaus nicht nur von theoretischem Interesse. Bei einer Anzahl von Ameisenarten — besonders ausgeprägt bei *Myrmecocystus hortideorum*, aber in geringerem Ausmaß auch bei der Roten Waldameise —, gibt es Individuen, die soviel Nektar oder Zuckerlösung zu sich nehmen, daß sie mit stark angeschwollenem Gaster, als sog. „Honigtöpfe“ als Nahrungsspeicher für ihre Nestgenossen dienen. Bei Wüstenameisen gibt es auch „Wassertöpfe“ (GOETSCH 1953). Bei solchen „Honigtöpfen“ von *Formica polyctena* kann nach meinen Wägungen das Gastergewicht bis auf das doppelte und dreifache des Normalen ansteigen, bei *Myrmecocystus* und anderen jedoch noch weit höher.

<i>Formica</i>	„Honigtöpfe“					Normaltier- mittel
Gesamtgewicht (mg)	12,4	17	15,6	24,4	18,8	11
Gastergewicht (mg)	10	12,2	13	19,4	16,8	6
Gastergewicht in Prozent des Gesamtgewichtes	81	72	83	80	89	60

Die Ergebnisse der Filmversuche mit Ameisen, deren Gaster etwas mehr als das Doppelte seines Normalgewichtes wog, bedeuten also, daß bei solchen Honigtöpfen, die bei *Formica* durchaus noch lauffähig sind, die Gasterstellung nicht mehr geregelt werden kann, es sei denn ein besonderer Kompensationsvorgang sorgt für eine Berücksichtigung des größeren Gastergewichtes. Dies scheint nicht der Fall zu sein, denn die Beobachtung zeigt, daß bei Honigtöpfen von *Formica*, die man auf der senkrechten Unterlage laufen läßt, der Gaster dauernd starke Abweichungen nach der jeweils nach unten gerichteten Seite zeigt.

Die Totzeit des nachgewiesenen Regelkreises ließ sich anhand der Filmaufnahmen nicht ermitteln. Da die Bilder mit etwa 13 msec Abstand aufeinanderfolgen, muß sie kürzer als 13 msec sein, sonst müßte sich vor Einsetzen des Regel Erfolges bei sprunghafter Veränderung von α ein größerer γ -Wert nachweisen lassen, als nach dem Ablauf der Totzeit. Das nachzuweisen gelang nicht.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Verlagerung des Gasters im Schwerfeld

Es tritt mit zunehmender Abweichung der Körperlängsachse von der Lotrechten bis zu $\alpha = 90^\circ$ eine zunehmende Abweichung γ des Gasters von der Körperlängsachse auf, die dem $\sin \alpha$ folgt. Die Stellung des Gasters wird durch einen Regelkreis, wenn auch nicht sehr wirksam, kontrolliert: Nur 50—60% der Abbiegung, die bei zerstörtem Regelkreis auftritt, wird weggeregelt. Bei Erhöhung des Gastergewichtes auf das Doppelte ist keine negative Rückwirkung mehr möglich, der Regelkreis ist zusammengebrochen.

Die γ -Mittelwerte für je 10° von α sind auch bei Normaltieren signifikant voneinander verschieden; die durch die Bf. wahrgenommene Änderung der Lage eines Körperteiles unter dem Einfluß der Schwerkraft kann also erwiesenermaßen als Anzeiger für die Stellung der Ameise im Raum dienen.

Folgt γ nicht genau dem $\sin \alpha$, so könnte das auf den Einfluß der Affferenz anderer Bf. als dem BfG auf die am Gaster angreifende Muskulatur zurückzuführen sein.

Die Messungen der Abweichungen von der Normallage fanden am Gaster von Ameisen ein besonders geeignetes Objekt. Jedoch ist anzunehmen, daß das hier Gefundene auch für die anderen beweglichen und mit Bf. ausgerüsteten Körperteile gilt. Da deren Stellung jedoch genauer konstant gehalten wird (beim Kopf schon aus dem Grund, weil er die Augen trägt), oder da sie sich dauernd in aktiver Bewegung befinden (Fühler und Coxen), ist eine Analyse ihrer Stellungsveränderungen unter dem Einfluß der Schwerkraft sehr viel schwieriger.

IX. Vergleichende Untersuchungen zur Schwererezeption anderer Hymenopteren

1. Formicoidea

Außer an *Formica polyctena* wurden einige Versuche über die Schwererezeption auch mit Arbeiterinnen von *Camponotus ligniperda*, *Lasius niger*, *Myrmica laevinodis* und *Messor barbarus* durchgeführt. Alle diese Arten besitzen einen ausgezeichneten Schweresinn, der sich mit der zu Anfang beschriebenen Methode prüfen läßt. Sämtliche geprüften Tiere liefen ohne Fühler tadellos schwereorientiert. *Camponotus* ist erst dann unorientiert, wenn F, H, P, G und C — wie bei *Formica* — ausgeschaltet sind.

Genauer wurde noch die Myrmicide *Messor barbarus* untersucht: Solange eines der fünf Bf.-Systeme F, H, P, G, C frei ist, laufen die Tiere orientiert, mit G allein allerdings erst nach 5 Std Wartezeit. Eine eingehende Besprechung des Bf.-freien Postpetiolusgelenkes findet sich auf S. 509.

Quantitativ wurde die Funktion des Fühlers von *Messor* bei der Schwereorientierung mit der Funktion des Fühlers von *Formica polyctena* verglichen. Der Fühler der Myrmiciden ist mit seinen Scapusborstenfeldern besonders genau in die Fühlergrube des Kopfes eingepaßt, deren Rand einen besonderen Vorsprung als Widerlager bildet (s. S. 487, Abb. 2 und 3). Sein Bau ist im Hinblick auf die Bf. vollendeter als der des Fühlers von *Formica*. Leistungsunterschiede waren daher zu erwarten. Arbeiterinnen von *Messor*, deren Fühler festgeklebt wurden, liefen orientiert, ebenfalls solche, die nur mehr die Fühler frei hatten. Ein Fühler genügte zur Orientierung.

Normaltiere, *Formica* $s = 104$ mm $\varepsilon_0 = 3,5^\circ$

Normaltiere, *Messor* $s = 106$ mm $\varepsilon_0 = 3,5^\circ$

d. h., beide Tiere leisten auf der Vertikalen und nahe der Horizontalen dasselbe.

Formica, (F)HPGC nach 24 Std $x_s = 89,9$ $x_e = 97,1$

Messor, (F)HPGPpC nach 24 Std $x_s = 87,0$ $x_e = 94,7$.

Die Unterschiede sind bei den Spuren zweifelhaft ($P = 0,05$), bei den Grenzwinkeln sehr gut gesichert.

Werden die Fühler ausgeschaltet, so zeigt sich also *Messor* stärker geschädigt als *Formica*.

Formica, F(HP C) nach 24 Std $x_s = 50,4$ $x_e = 71,6$

Messor, F(HPGPpC) nach 24 Std $x_s = 56,4$ $x_e = 79,1$.

Die Unterschiede sind bei Spuren und Grenzwinkeln signifikant. Besitzen die Tiere also nur mehr die Fühlergelenke zur Schwereorientierung, so ist *Messor* *Formica* deutlich überlegen.

Die Fühler der Myrmicide *Messor* leisten demnach für die Schwereorientierung etwas mehr, als die von *Formica*. Da sich die Fühler im Bau der Scapusborstenfelder deutlich unterscheiden, wird die höhere Leistung bei *Messor* wenigstens zum Teil auf die bessere Ausbildung dieser Bf. zurückzuführen sein (dazu kann allerdings auch der Einfluß einer unterschiedlichen Ausbildung der Johnstonschen Organe kommen). Der Vergleich der Borstenzahl und Borstenlänge ergibt für beide Ameisen etwa die gleichen Werte. Damit ist erstens erneut nahegelegt, daß außer der Zahl und Länge der Borsten auch der Bau der Bf. deren Leistung für die Schwereorientierung beeinflußt; zweitens gibt dieses Ergebnis einen weiteren Hinweis darauf, daß die Schwererezeptionsleistung des Fühlers nicht nur auf das Johnstonsche Organ, sondern auch auf die Bf. zurückzuführen ist.

Der interessante Vergleich der Leistungsfähigkeit des Gastergelenkes mit seinen Bf. bei Tieren mit nur einem BfG (z. B. *Formica*) und solchen mit zwei BfG (z. B. *Poneriden*) konnte nicht durchgeführt werden, da von Poneriden und Doryliden keine lebenden Tiere zur Verfügung standen.

2. *Apidae*: *Honigbiene*

Der Schweresinn der Honigbiene wurde von LINDAUER u. NEDEL (1959) eingehend untersucht und geklärt. Die an Ameisen gewonnenen Ergebnisse veranlaßten mich, auch die Biene noch einmal daraufhin zu überprüfen, ob die Fühler- und Coxalfelder bei ihr wirklich gar keine Rolle für die Schwerezeption spielen. Bei der von LINDAUER u. NEDEL angewandten Testmethode für die Schwereorientierung wurde beobachtet, ob die Bienen noch zu einem schwereorientierten Tanz befähigt sind bzw., ob sie bei diffuser Beleuchtung noch freiwillig negativ geotaktisch laufen. Bei dieser Methode könnte auch der Ausfall zentralnervöser Mechanismen, nicht nur der Ausfall der Schweresinnesorgane bei Ausschaltungsexperimenten verhindern, daß die Bienen diese doch zum Teil schon recht komplizierten Verhaltensweisen zeigen. Das liegt um so näher, als sich Bienen bei Ausschaltungen (Verkleben, Abschneiden) als recht empfindlich erweisen. Die Labormethode der Verdrehung und des Kippens im Dunklen laufender Tiere, läßt auch noch die Schwereorientierungsfähigkeit von Tieren beurteilen, die stark kurvig laufen und die unter Umständen keine längeren, negativ geotaktischen Läufe mehr zu zeigen bereit sind.

Dazu wurden den Bienen die Flügel und die Stachelspitze abgeschnitten und die Augen mit Schellackfarbe verlackt. Bei symmetrischem Rotlicht laufen Normaltiere (alle Gelenke frei) tadellos schwereorientiert, meist negativ geotaktisch. Tabelle 7 gibt an, welche Ausschaltungskombinationen geprüft wurden. Der Lauf wird mit abnehmender Zahl freier Gelenke immer kurvenreicher. Die Bienen überleben, mit Zuckerwasser gefüttert, bis zu 3 Tage.

Ergebnisse: Bienen, denen eines der vier Gelenke ausgeschaltet wird, laufen schon nach wenigen Minuten orientiert. Genauso tun das Tiere, denen zwei Gelenke ausgeschaltet wurden, solange noch wenigstens H oder P frei sind. Sind H und P verklebt, so dauert es 18 Std, bis die erste Orientierungsfähigkeit auftritt. Bienen können also mit Fühler- und Coxalborstenfeldern nach 18 Std Wartezeit orientiert laufen, wenn auch der Lauf sehr gewunden ist. Genauso können sie das mit den Coxen allein. Mit den Fühlergelenken allein können Bienen jedoch selbst nach 3 Tagen, der äußersten Grenze der Untersuchbarkeit, nicht orientiert laufen. Mit dem Petiolusgelenk allein dauert es 3 Std, mit dem Halsgelenk allein 1 Std, bis Orientierungsfähigkeit auftritt. Ohne Bf. sind die Bienen unorientiert. Die Trochanterfelder scheinen auch hier keine Rolle zu spielen.

Damit ist die überragende Bedeutung von Hals- und Petiolusgelenk, wie sie LINDAUER u. NEDEL fanden, bestätigt. Zu ergänzen ist, daß auch die Coxalfelder einen gewissen, wenn wohl auch kleinen Beitrag zur Schwereorientierung leisten. Den Fühlern kommt keine Bedeutung

Tabelle 7. Auf ihre Schwereorientierungsfähigkeit geprüfte Ausschaltungskombinationen von *Apis mellifica*

Bezeichnung	n	Orientierungsfähigkeit	Wartezeit Std
FHPC	10	+	1/4
(F)HPC	5	+	1/4
F(H)PC	5	+	1/4
FH(P)C	5	+	1/4
FHP(C)	5	+	1/4
(FH)PC	5	+	1/4
(F)H(P)C	5	+	1/4
(F)HP(C)	5	+	1/4
F(HP)C	22	—	1/2
F(H)P(C)	10	+	18
F(H)P(C)	nicht geprüft		
FH(PC)	nicht geprüft		
(FHP)C	6	+	18
(FH)P(C)	5	+	3
(F)H(PC)	5	+	1
F(HPC)	23	—	72
(FHPC)	29	—	48

n = Zahl der untersuchten Tiere.

Bienen mit verklebten Hals- und Petiolusgelenken sind nach LINDAUER u. NEDEL nicht zum Sammeln und Tanzen zu bewegen.

3. Vepidae: *Vespa vulgaris*

Methode wie bei den Bienen; die Wespen sind geblendet. Normaltiere laufen schwereorientiert. Ebenso (F)HPC, F(H)PC, FH(P)C und FHP(C). Auch die anderen Kombinationen wurden geprüft. Alle sind nach höchstens 1 Std orientierungsfähig außer F(HP)C (nach 12 Std), (FHP)C (nach 12 Std); F(HPC) und (FHPC) sind unorientiert.

Bei Wespen spielen also, wie bei den Bienen, die Bf. der Fühler keine Rolle für die Schwereorientierung, wohl aber, wieder wie bei den Bienen, die Coxalfelder.

Bei Vertretern der Formicoidea, Apidae und Vespidae ist somit nachgewiesen, daß Bf. an den Gelenken zur Schwere-rezeption dienen. Die Ergebnisse bei Bienen und Wespen stimmen insoweit mit denen bei

für die Schwere-rezeption zu, zumindest ist sie nicht nachweisbar.

KUWABARA (1952) fand, es müßten Rezeptoren an den Fühlern dafür verantwortlich sein, daß in eine bestimmte Richtung dressierte Bienen, die man aus dieser Richtung verdreht, in die alte Richtung zurückkehren. Dabei könnten meiner Meinung nach außer den von ihm in Betracht gezogenen Johnstonschen Organen auch noch die Fühlerborstenfelder, besonders aber auch die Coxalfelder, eine Rolle spielen.

Eine quantitative Untersuchung der Bedeutung der einzelnen Gelenke wurde nicht unternommen. Auch aus dem bisher an Bienen Erarbeiteten geht hervor, daß H die wichtigsten Rezeptoren trägt, gefolgt vom zweitwichtigen P. C steht demgegenüber zurück und es ist fraglich, ob C beim schwereorientierten Bientanz eine Rolle spielt.

Ameisen überein, daß ein multiples System von Bf.-Gruppen zur Wahrnehmung der Schwerkraft dient. Anders als bei Ameisen spielen die Fühler dabei keine Rolle.

D. Die Bedeutung der mehrfachen Ausbildung von Schweresinnesorganen bei Hymenopteren

Die Untersuchung von Bau und Funktion eines Organsystems ist so lange unvollständig, als nicht auch in Betracht gezogen wird, wozu dem Tier diese Organe dienen, wie sie in seinem „täglichen Leben“ Verwendung finden, worauf ihr Selektionsvorteil beruht — soweit sie einen solchen mit sich bringen. Endziel der biologischen Betrachtung eines Systems ist die Klärung seiner phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung, seiner Eigenschaften (Funktionstyp) und seiner biologischen Bedeutung.

Man kann mit Sicherheit annehmen, daß ein so kompliziertes System, wie es das Bf.-System an den Gelenken der Hymenopteren darstellt, unter dem Selektionsdruck besonderer Erfordernisse entwickelt wurde. Die Bf. können in erster Linie als reine Propriorezeptoren entstanden sein, die die Stellung von Körperteilen anzeigten und damit zu deren Regulation beitrugen, was besonders für den Lauf von Bedeutung ist. Die Informationen über die Gelenkstellung brauchen dabei vom ZNS noch nicht im Hinblick auf die Einwirkungen der Schwerkraft auf diese Gelenkstellungen ausgewertet worden zu sein. Es ist durchaus möglich, daß sich Insekten finden, bei denen die Bf. nicht zur Schwereorientierung dienen (z. B. die Libellen *MITTELSTAEDTS*?). Es ist jedoch zu bedenken, daß es Gelenke ohne Bf., ja vielleicht ganze Insektengruppen ohne Bf. gibt (s. S. 496), daß aber die Tiere wohl auch über die Stellung Bf.-freier Gelenke unterrichtet sein müssen. Daher liegt die Annahme nahe, daß die Eigenschaft der Bf., Informationen über die Art der Einwirkung der Schwerkraft zu geben, einen starken selektionierenden Faktor für die Entwicklung solcher Bf.-Systeme darstellte.

Erst durch die Auswertung der von den Bf. kommenden Angaben über die Stellung der Körperteile im Hinblick auf die Richtung der überall im Raum stets gleichsinnig wirkenden Schwerkraft, wurden die Bf. zu Schweresinnesorganen. Die Entwicklung der Bf. zu Statorezeptoren stellt also mindestens ebenso sehr ein zentralnervöses, wie ein peripher-rezeptorisches Problem dar. Die phasisch-tonischen Eigenschaften der Bf. sind für ihre Funktion als Schwererezeptoren die Voraussetzung, rein phasische Tangorezeptoren wären ungeeignet. Sie sind aber auch für reine Stellungsrezeptoren ohne statorezeptorische Funktion nötig und brauchen deshalb nicht unter dem Erfordernis der Schwererezeption selektioniert worden zu sein. Zweifellos erfüllen die

Bf. auch als Schweresinnesorgane noch immer die Funktion von Stellungenrezeptoren, ja gerade darin besteht die Schwererezeption, gemeinsam mit den Verrechnungsvorgängen im ZNS. Besonders den Coxalfeldern und Trochanterfeldern dürfte bei der Bewegung größte Bedeutung als Stellungenrezeptoren zukommen. Um es anders auszudrücken: Die Information, die die Bf. liefern, wird nicht nur mit Bezug auf die Schwereorientierung, sondern auch mit Bezug auf andere Reaktionen verwendet, die ebenfalls mit der Verlagerung von Körperteilen im Raum zu tun haben. Wegen des für die Schwereorientierung entwickelten, zentralnervösen Verrechnungsmechanismus jedoch, den diese Tiere — wie das Experiment bewies — besitzen, muß die Gesamtheit der angeführten Bf. an Fühler, Hals, Petiolus, Gaster und Coxen als das Schweresinnesorgan dieser Insekten bezeichnet werden. Die Funktion dieses Sinnesorganes läßt sich nur dadurch befriedigend kennzeichnen, daß man außer den Rezeptoreigenschaften auch die Funktion des korrespondierenden Teiles des ZNS miteinbezieht.

Warum sprach ich von der Gesamtheit der Bf. als dem Schweresinnesorgan? Die Antwort auf diese Frage ist gleichzeitig die Antwort auf eine andere: Warum ist ein so vielfältiges System von Bf. (bei *Formica* mindestens 58 Bf.) an so vielen Gelenken (bei *Formica* mindestens 13) entwickelt worden? Hätte doch bereits ein Gelenk, z. B. das Halsgelenk mit seiner Bf.-Ausstattung zu tadellos schwereorientiertem Lauf genügt. Die Fähigkeit der Bf. Informationen über die angreifende Schwerkraft, aber auch über andere von außen angreifende Kräfte zu geben, erfordert die multiple Ausbildung dieser Organe. Nur auf diese Weise kann es vermieden werden, daß Afferenzen, die auf Grund einer veränderten Lage des Tieres im Raum auftreten, mit Afferenzen verwechselt werden, die ihre Ursachen in anderen mechanischen Einwirkungen haben. Die Feststellung, ob eine veränderte Bf.-Afferenz von einer veränderten Raumlage des ganzen Tieres herrührt, geschieht, wie sich zeigen ließ, dadurch, daß mehrere Gelenke mit Bf. für die Rezeption der Schwerkraft ausgestattet sind. Gibt eines der Gelenke eine abweichende Afferenz, während die übrigen gleichbleibend weitermelden, so ist diese eine „Falschmeldung“ für die Schwereorientierung nicht von Einfluß, sie wird nicht in die Verrechnung für den Schwerekurs miteinbezogen. Nur wenn alle, oder wenigstens mehrere Gelenke gleichsinnig abweichend melden, beeinflusst das die Schwereorientierung. Wäre dieses Prinzip nicht experimentell nachgewiesen worden, man hätte es fordern müssen. Auch die bei Bienen und Wespen für die Schwereorientierung so unwichtigen Coxalfelder erfüllen darin ihre Funktion, die Gleichsinnigkeit einer abweichenden Afferenz der anderen Gelenke überprüfbar zu machen. Außerdem ist anzunehmen, daß die Genauigkeit der Schwererezeption um so größer ist, je mehr unabhängige Meßsysteme dafür vorhanden sind.

BÄSSLER (1961) kam durch Versuche an *Tenebrio* zu dem Schluß, daß auch dieses Tier an mehreren Gelenken Schwererezeptoren besitzen muß, die er jedoch nicht ausfindig machen konnte. Da auch er annimmt, daß Insekten, die Propriozeptoren als Schweresinnesorgane benutzen, dafür stets mehrere Rezeptoren besitzen müssen, fordert er für *Aedes* außer den in den Johnston'schen Organen gefundenen Rezeptoren noch solche an den Beinen. Auch bei *Forficula* liegen nach WEYRAUCH (1929) die — nicht identifizierten — Schwererezeptoren an den Fühlern und am Abdominalgelenk.

Die biologische Bedeutung des Schweresinnes der Hymenopteren ist für die Bienen in besonderem Maße auffällig: Ist der Schweresinn doch für die Transposition des Sonnenorientierungswinkels auf die Schwerkraft beim Tanz ebenso nötig, wie bei der richtigen Anlage der Waben (v. FRISCH 1953; GONTARSKI 1949). Aber auch bei Ameisen dürfte dem Schweresinn eine größere Bedeutung zukommen als bisher beachtet wurde! Nester, die, wie z. B. bei *Camponotus* (EIDMANN 1928), *Colobopsis* (GOETSCH 1953) und vielen anderen in Baumstämme ausgehöhlt sind, zeigen alle eine deutliche Orientierung der Gänge nach der Schwerkraft. Das gleiche trifft für Erdnester zu, von denen manche, z. B. bei *Oxyponomyrmez* (GRASSE 1951, S. 1063) oder bei den Kraternestern (GOETSCH 1953; WHEELER 1960), genauso auch bei *Messor* u. a., ziemlich tiefe, senkrecht in den Boden laufende Anfangsgänge haben.

Die Schwerkraft dürfte auch als Orientierungsmittel für die Tiere im dunklen Nest eine Rolle spielen. Das äußerst fein entwickelte Erkennungsvermögen für die Richtung nach oben auf Flächen von sehr geringer Neigung, dem wohl ein genauso fein entwickeltes Unterscheidungsvermögen für Unterlagen verschiedener Neigung entspricht, muß es z. B. *Formica* erlauben, sich in dem Gewirr der Gänge verschiedener Neigung im Nestinneren zu orientieren, wo eine optische und zum Teil auch olfaktorische Orientierung kaum möglich sein dürfte. Es ist weiter bekannt, daß die Nesthügelsteilheit bei den Bauten von *Formica* von der Besonnung des Nestes abhängig ist (SCHERBA 1958, ESCHERICH 1917; eigene Beobachtungen). Für die Feststellung dieser Neigung dürfte der Schweresinn (außer dem ebenfalls betroffenen Temperatursinn) eine Rolle spielen. Wie BRUN (1954) fand, sammelt *Formica* unter Umständen auch nachts. Vielleicht kommt dem Schweresinn dabei einige Bedeutung als Orientierungsmittel zu. Es ist anzunehmen, daß bei der Orientierung der zur Futtersuche aus- bzw. zum Nest einlaufenden Ameise zur Licht- und Duft- eine Schwereorientierungskomponente kommt. Auf völlig ebener Fläche werden sich die Ameisen allerdings nur optisch und olfaktorisch orientieren können. Jede der in der Natur häufigen Wegteilungen und Wegabfälle muß dem Tier aber über seine Schweresinnesorgane deutlich werden, was — besonders zur „mnemotaktischen“ — Orientierung beitragen kann.

Alle diese Überlegungen geben natürlich in erster Linie Denkmöglichkeiten wieder, die erst experimentell bewiesen werden müssen. Im Falle der Wegorientierung wäre zu prüfen, ob Ameisen bei diffuser Beleuchtung und unter Ausschaltung einer Duftmarkierung fähig sind, lediglich nach der Schräge der Lauffläche geomenotaktisch ihren Weg zu finden. Das wäre der Ansatz für ein Dressurexperiment auf Schwerkraftreize. Solche Versuche dürften nicht einfach sein, von vorneherein ist es aber nicht ausgeschlossen, daß sie gelingen. Sie gehen jedoch über den Rahmen dieser Arbeit, die über Bau und Wirkungsweise der Schweresinnesorgane der Ameisen und anderer Hymenopteren Aufklärung bringen sollte, hinaus.

E. Schlußbemerkung

Die statorezeptorische Funktion der bei Ameisen und anderen Hymenopteren aufgefundenen Bf. ist somit eindeutig bewiesen. Trotzdem ist die Arbeit an dem Problem, das der Schweresinn der Ameisen

stellt, nicht abgeschlossen. Es bedarf vielmehr noch der Untersuchung, in welcher Weise die Fähigkeit, sich nach der Schwerkraft zu orientieren, von diesen Tieren benützt wird, wie groß die Bedeutung der Schwerkraft als Orientierungsmittel für die Ameisen ist.

Darüber hinaus öffnen die vorgebrachten Ergebnisse den Blick auf zwei weitere Fragen: Es wurden Bf. auch an den Gelenken einer ganzen Anzahl anderer Insekten gefunden; dienen sie nicht auch dort — wenigstens teilweise — als Schweresinnesorgane? Es wurde weiter bei vielen Insekten ein ausgezeichneter Schweresinn nachgewiesen, ohne daß man etwas über die dafür nötigen Rezeptoren weiß: gibt es bei ihnen Bf. und haben sie etwas mit der Schwererezeption zu tun?

Zusammenfassung

1. Vorkommen und Bau der Bf. an den Gelenken von Vertretern von fünf Familien der *Formicoidea*, von *Apis mellifica* und *Vespa saxonica* werden eingehend beschrieben. Es finden sich Bf. an den Gelenken der Fühler, an Hals-, Petiolus und Gastergelenk und an den Gelenken zwischen Thorax und Coxen und Coxen und Trochanteren.

2. Die Innervierung der Bf. von *Formica polyctena*, *Apis mellifica* und *Vespa saxonica* wird beschrieben und gleichzeitig ein Überblick über das periphere Nervensystem im Thorax der drei Arten gegeben.

3. Die Funktion der Bf. an den Gelenken von *Formica polyctena* wird qualitativ und quantitativ untersucht. Durch Ausschaltung verschiedener bis aller Bf. tragender Gelenke bei nur nach der Schwerkraft orientiert laufenden Ameisen wird bewiesen, daß mindestens eines der Gelenksysteme an Fühlern, Hals, Petiolus, Gaster oder Coxen funktions-tüchtig sein muß, um eine Schwereorientierung zu ermöglichen. Von den Fühlern genügt es, daß einer, von den Coxen, daß Meso- und Metacoxen beweglich sind. Unter Umständen muß eine gewisse Wartezeit verstreichen, ehe die Orientierungsfähigkeit nachweisbar ist. Bei Schiefverklebung einzelner Gelenke wird nach einiger Zeit die Schwereorientierungsfähigkeit wieder erreicht; bei gleichsinniger Schiefverklebung des Hals- und Hinterleibsgelenkes bleibt das Tier unorientiert. Tiere mit abgeschnittenem Hinterleib vermögen orientiert zu laufen, solange noch andere Gelenke mit Bf. frei sind.

4. Durch Versuche mit Tieren, deren Gasterfeldborsten abgesengt wurden, sowie mit *Myrmiciden*, die am Postpetiolus-Gastergelenk kein Bf. besitzen, wird bewiesen, daß es die Bf. und keine Muskelspannungsrezeptoren sind, die für die Schwererezeption dienen.

5. Durch quantitativen Vergleich der Schwereorientierungsleistung von Tieren verschiedenen Ausschaltungsgrades auf der schiefen Ebene und auf der vertikalen Lauffläche (Bestimmung des Grenzwinkels der

Orientierungsfähigkeit und Vermessung der Spurenlänge) wird gezeigt, daß sowohl auf der Vertikalen wie nahe der Horizontalen das Halsgelenk mit seinen Bf. für die Schwererezeption am wichtigsten ist. Es folgen Petiolus-, Fühler- und Coxengelenke. Das Gastergelenk leistet am wenigsten. Coxen- und Gastergelenke leisten auf der Vertikalen weniger, als nahe der Horizontalen.

Es kann auf die Benützung einzelner Gelenke ohne größeren Schaden für die Orientierungsfähigkeit verzichtet werden. Die Leistung hängt von Borstenzahl, Borstenlänge (?), Anlage der Bf. und möglicherweise inneren Bestimmungsfaktoren ab.

6. Von Ausschaltungsschäden wird nur die durch das Festlegen bedingte Falschmeldung, nicht aber der Verlust eines Schweresinnesorganes kompensiert.

7. In Übereinstimmung mit VOWLES wird nachgewiesen, daß Rezeptoren an den Fühlergelenken als Schwererezeptoren dienen. Im Gegensatz zu VOWLES Ansicht stellen sich die Fühler der Ameisen jedoch nur als ein und keineswegs das wichtigste Rezeptorsystem für die Schwerkraft heraus.

8. An den Fühlern der Ameisen befinden sich Luftströmungsrezeptoren. Im Hinblick darauf werden VOWLES Ergebnisse diskutiert.

9. Es wird durch Messungen an Filmaufnahmen bewiesen, daß mit zunehmender Abweichung der Körperlängsachse von der Lotrechten bis zur waagrechten Stellung eine zunehmende Abweichung der Gasterlängsachse von der Körperlängsachse auftritt; letztere folgt etwa dem Sinus der ersteren. Damit ist gezeigt, daß die Bf., die als Rezeptoren für die Stellung der Körperteile dienen, ausreichend große Eingangsreize bekommen, um als Schwererezeptoren dienen zu können.

10. Die Stellung des Gasters wird durch einen Regelkreis wenig effektiv kontrolliert.

11. Bei einigen weiteren Ameisenarten und bei *Vespa vulgaris* wird nachgewiesen, daß die Bf. an den Gelenken als Schwererezeptoren dienen. In Ergänzung der Ergebnisse von LINDAUER u. NEDEL (1959) wird gezeigt, daß bei der Honigbiene auch die Bf. der Coxalgelenke, nicht aber die der Fühler zur Schwererezeption dienen können.

12. Die multiple Ausbildung der Bf., die nach diesen Ergebnissen als Schweresinnesorgane der untersuchten Hymenopteren zu bezeichnen sind, ist deshalb nötig, weil die Bf. auch andere mechanische Einwirkungen auf die Gelenkstellung als die der Schwerkraft wahrzunehmen vermögen. Nur eine gleichsinnige Meldung aller oder der meisten Bf. wird vom ZNS auf die Schwerkraft bezogen.

13. Auf die biologische Bedeutung des Schweresinnes für die Ameisen wird hingewiesen.

Literatur

- ABBOT, C. E.: The effect of monochromatic light on *Formica dakotensis specularis* (EMERY). Ann. entomol. Soc. Amer. **20**, 117—122 (1927).
- BARNES, T. C.: The positive geotropic orientation of an ant (*Crematogaster lineolata*). J. gen. Psychol. **2**, 517—522 (1929).
- The effect of gravity on the oscillations in the path of an ant (*Lasius flavus nearcticus* WHEELER): A study of random movements. J. gen. Psychol. **3**, 318—324 (1930).
- Body posture and geotropic response in the ant *Aphaenogaster fulva*. J. gen. Psychol. **3**, 540—547 (1930).
- , and B. F. SKINNER: The progressive increase in the geotropic response of the ant *Aphaenogaster*. J. gen. Psychol. **4**, 102—112 (1930).
- BÄSSLER, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken. Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnston'schen Organs. Z. vergl. Physiol. **41**, 300—330 (1958).
- Zum Schwere Sinn von Mehlkäfern (*Tenebrio molitor*) und Stechmücken (*Aedes aegypti*). Z. Naturforsch. **16 b**, 264—267 (1961).
- BAUNACKE, W.: Statische Sinnesorgane bei Nepiden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **34**, 179—342 (1912).
- BERLESE, A.: Gli Insetti, vol. 1. Milano: Società Editrice Libreria 1909.
- BIRUKOW, G.: Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* PANZ. Naturwissenschaften **40**, 61—62 (1953).
- Photogeomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. Z. vergl. Physiol. **36**, 176—211 (1954).
- Zur Funktion der Antennen beim Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus* PANZ.). Z. Tierpsychol. **15**, 265—276 (1958).
- , u. H. OBERDORFER: Schwerkraftorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* FR. (Het.) am Tage und zur Nachtzeit. Z. Tierpsychol. **16**, 693—705 (1959).
- BÖHM, K.: Die antennalen Sinnesorgane der Lepidopteren. Arb. zool. Inst. Wien **19**, 219—246 (1911).
- BRUNS, H.: Beobachtungen zum Verhalten (insbesondere Tagesrhythmus) der Roten Waldameise (*Formica rufa*) während des Nahrungserwerbes. Z. Tierpsychol. **11**, 151—154 (1954).
- BÜCKMANN, D.: Die Leistungen der Schwereorientierung bei dem im Meeressande grabenden Käfer *Bledius bicornis* GRM. (*Staphylinidae*). Z. vergl. Physiol. **36**, 488—507 (1954).
- Zur Leistung des Schwere Sinnes bei Insekten. Naturwissenschaften **42**, 78—79 (1955).
- Zur Frage der Funktion der Insektenfühler als Schwere Sinnesorgane. Naturwissenschaften **42**, 79 (1955).
- Das Problem des Schwere Sinnes bei den Insekten. Naturwissenschaften **49**, 28—33 (1962).
- BURKHARDT, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. Ergebn. Biol. **22**, 226—267 (1960).
- BURKHARDT, D., u. G. SCHNEIDER: Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. Z. Naturforsch. **12b**, 139—143 (1957).
- CROZIER, W. J., and T. J. B. STIER: Geotropic orientation in arthropods. I. *Malacosoma* larvae. J. gen. Physiol. **11**, 803—821 (1928).
- , and T. J. B. STIER: Geotropic orientation in arthropods. II. *Tetraopes*. J. gen. Physiol. **12**, 675—693 (1929).
- EGGERS, F.: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **2**, 259—349 (1924).
- Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine **2**, 1 (1928).

- EIDMANN, H.: Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise (*Camponotus herculeanus* L.). Z. angew. Entom. 14, 229—253 (1928).
- ESCHERICH, K.: Die Ameise, 2. Aufl. Braunschweig: Vieweg 1917.
- FINLAYSON, L. H., and O. LOWENSTEIN: A proprioceptor in the body musculature of Lepidoptera. Nature (Lond.) 176, 1031 (1955).
- The structure and function of abdominal stretch receptors in insects. Proc. roy. Soc. B 148, 433—449 (1958).
- FRISCH, K. v.: Aus dem Leben der Bienen. Verständliche Wissenschaft. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.
- , u. M. LINDAUER: Über die „Mißweisung“ bei den richtungsweisenden Tänzen der Bienen. Naturwissenschaften 48, 585—594 (1961).
- FULDNER, D.: Morphologie und Histologie der Halshaut und ihrer Bildungen bei einheimischen Odonaten. Wiss. Z. E.-M. Arndt-Univ. Greifswald, math.-naturwiss. Reihe 4, Nr 6/7 (1954/55).
- GÖSSWALD, K., u. G. SCHMIDT: Zur morphologischen und biochemischen Differenzierung der Waldameisen (Hym. Form. Gen.: *Formica*) und ihrer waldhygienischen Bedeutung. Waldhygiene 1/2, 37—46 (1959).
- GOETTSCH, W.: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten, 2. Aufl. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1953.
- Die Staaten der Ameisen, 2. Verständliche Wissenschaft. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.
- GONTARSKI, H.: Über die Vertikalorientierung der Bienen beim Bau der Waben und der Anlage des Brutnestes. Z. vergl. Physiol. 31, 652—670 (1949).
- GOODMAN, L. J., and P. T. HASKELL: Hair receptors in locusts. Nature (Lond.) 183, 1106—1107 (1959).
- GRASSE, P. P.: Traité de Zoologie, tome X, Fasc. I, II (*Hymenopteroidea*). Paris: Masson & Cie. 1951.
- HASSENSTEIN, B.: Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biologischen Forschung. Naturwiss. Rdsch. 13, 349—355; 373—382; 419—424 (1960).
- HERAN, H.: Die Bienenantenne als McBorgan der Fluggeschwindigkeit. Naturwissenschaften 44, 475 (1957).
- Fluggeschwindigkeitswahrnehmung bei der Honigbiene. Verh. dtsh. Zool. Ges. Graz, S. 331—338, 1957.
- Die Orientierung der Bienen im Flug. Ergebn. Biol. 20, 199—239 (1958).
- HIERHOLZER, O.: Ein Beitrag zur Frage der Orientierung von *Ips curvidens* GERM. Z. Tierpsychol. 7, 588—620 (1950).
- HOLST, E. v., u. H. MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip. Naturwissenschaften 37, 464—476 (1950).
- HOLSTE, G.: Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L. Z. wiss. Zool. 96, 419—476 (1910).
- JÄGER, H.: Untersuchungen über die geotaktischen Reaktionen verschiedener Evertabraten auf schiefer Ebene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 51, 289—320 (1932).
- JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. 40, 162—238 (1957).
- JANET, CH.: Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges 1905.
- KUWABARA, M.: Über die Funktion der Antenne der Honigbiene in Bezug auf die Raumorientierung. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E 1, 13—55 (1952).
- LINDAUER, M., u. J. O. NEDEL: Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 42, 334—364 (1959).
- LOWENSTEIN, O., u. L. H. FINLAYSON: The response of the abdominal stretch receptor of an insect to phasic stimulation. Comp. Biochem. Physiol. 1, 56—61 (1960).

- MARCUS, H.: Receptores en hormigas. Anatomía de las articulaciones antenales de las hormigas. Fol. Univ. Cochabamba **3**, 35—101 (1949).
- Über Sinnesorgane bei Artikulaten. Z. wiss. Zool. **159**, 225—254 (1956).
- MEYER, G. F.: Die Vitalfärbung. Mikrokosmos **43**, 54—57 (1953).
- MITTELSTAEDT, H.: Optische und statische Gleichgewichtsreaktionen fliegender Libellen. Naturwissenschaften **34**, 281—282 (1947).
- Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen. Z. vergl. Physiol. **32**, 422—463 (1950).
- Prey capture in Mantids. Recent Advances in Invert. Physiol. Univ. of Oregon Publ. p. 51—71 (1957).
- MITTELSTAEDT, H.: Probleme der Kursregelung bei frei beweglichen Tieren. In: Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen. Stuttgart 1961.
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue *t*-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).
- PRECHT, H.: Experimentelle Untersuchungen über Geotaxis, Geomenotaxis und Schwerezugbegrenzung. Z. wiss. Zool. **156**, 332—364 (1944).
- PRINGLE, J. W. S.: Proprioception in insects. III. The function of the hair sensilla at the joints. J. exp. Biol. **15**, 467—473 (1938).
- RABE, W.: Beiträge zum Orientierungsproblem der Wasserwanzen. Z. vergl. Physiol. **35**, 300—325 (1953).
- REHM, E.: Die Innervation der inneren Organe von *Apis mellifica* (Zugleich ein Beitrag zur Frage des sog. sympathischen Nervensystems der Insekten). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **36**, 89—122 (1939).
- Über ein bisher unbekanntes Sinnesorgan der Honigbiene. Verh. dtsh. zool. Ges. Marburg, 112—116 (1950).
- RIBBANDS, C. R.: Changes in the behaviour of honey-bees following their recovery from anaesthesia. J. exp. Biol. **27**, 302—310 (1950).
- RICHARD, G.: Contribution à l'étude du géotropisme de *Calotermes flavicollis* FAB. J. Psychol. norm. path. **53**, 502—527 (1956).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik, 15. Aufl. München: Leibnitz 1948.
- SCHERBA, G.: Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of *Formica ulkei* EMERY (Formicidae). Ins. soc. **5**, 201—213 (1958).
- SCHNEIDER, D., u. K.-E. KAISLING: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. II. Sensillen, cuticuläre Bildungen und innerer Bau. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **76**, 223—250 (1957).
- SCHNEIDER, G.: Die Halteren der Schmeißfliege (*Calliphora*) als Sinnesorgane und als mechanische Flugstabilisatoren. Z. vergl. Physiol. **35**, 416—458 (1953).
- SCHOEN, L.: Quantitative Untersuchungen über die zentrale Kompensation nach einseitiger Utriculusausschaltung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 121—150 (1950).
- SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the honeybee. New York: Comstock Publ. 1956.
- STAUFFACHER, H.: Zur Kenntnis des statischen Organs bei *Phylloxera vastatrix*. Z. wiss. Zool. **82**, 379—388 (1905).
- STRYX, X. v.: Untersuchungen über das Gelenk in der Taille der apokriten Hymenopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **16**, 648—747 (1930).
- STUDNITZ, G. v.: Statische Funktion der sog. pelotaktischen Organe (Schlamm-sinnesorgane) der Limnobiidenlarven. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **50**, 419—446 (1932).
- TENCKHOFF-EIKMANN, I.: Licht- und Erdschwereorientierung beim Mehlkäfer *Tenebrio molitor* L. und bei einigen anderen Insekten. Zool. Beitr., N.F. **4**, 307—341 (1959).

- THURM, U.: Die Beziehungen zwischen Reiz, Rezeptorpotential und Nervenimpulsen bei einzelnen mechanorezeptorischen Zellen von Bienen. Diss. München, 1962.
- VOWLES, D. M.: The orientation of ants. I. Substitution of stimuli. J. exp. Biol. **31**, 341—355 (1954).
- The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light. J. exp. Biol. **31**, 356—375 (1954).
- WEIR, J. S.: Effect of anaesthetics on workers of the ant *Myrmica*. J. exp. Biol. **34**, 464—468 (1957).
- WENDLER, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). Naturwissenschaften **48**, 676—677 (1961).
- WEYRAUCH, W. K.: Sinnesphysiologische Studien an der Imago von *Forficula auricularia* L. Z. vergl. Physiol. **10**, 663—687 (1929).
- WHEELER, W. M.: Ants, their structure, development and behavior, 3. Aufl. New York: Columbia Univ. Press 1960.
- WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology, 4. Aufl. London: Methuen & Co. 1950.
- WITTIG, G.: Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* BURM. (Larve und Imago). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **74**, 491—570 (1954/55).

HUBERT MARKL, 8, München 2, Luisenstr. 14,
Zoologisches Institut der Universität